АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 59

3

МАРТ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1974

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 59 (1974) № 3

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, *М. М. Голлербах*, *П. М. Жуковский*, *О. В. Заленский*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов*, *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *И. Д. Романов*, *А. К. Скворцов*, *В. Б. Сочава*, *А. Л. Тахтаджян*, *Б. А. Тихомиров*, *А. И. Толмачев*, *Ан. А. Федоров*, *Б. А. Юрцев*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, *An. A. Fedorov*, *M. M. Hollerbach*, *E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja*, *T. A. Rabotnov*, *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *I. D. Romanov*, *A. K. Skvortsov*, *V. B. Soczava*, *A. L. Takhtajan*, *B. A. Tikhomirov*, *A. I. Tolmatchev*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev*, *O. V. Zalensky*, *P. M. Zhukovsky*.

Адрес редакции «Ботанического журнала»:
***199164**, Ленинград, **В-164**, Менделеевская лин., д. 1*
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*.
Корректоры *О. И. Буркова* и *Е. В. Шестакова*

Сдано в набор 6/XII 1973 г. Подписано к печати 15/II 1974 г. Формат бумаги 70×108$^{1}/_{16}$.
Печ. л. $9^{1}/_{2}$ = 13.30 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.25. Тип. зак. 783. М-08090. Тираж 2733.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

ТОМ 59 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1974, № 3

УДК 581.132 : 620.9

В. Е. Петров, Н. Х. Сейфуллина, С. Р. Байрашева,
Н. Л. Лосева

ЭНЕРГЕТИКА АССИМИЛИРУЮЩИХ КЛЕТОК И ФОТОСИНТЕЗ

I. О СООТНОШЕНИИ МЕЖДУ ЭНЕРГО- И ГАЗООБМЕНОМ В ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИХ РАСТЕНИЯХ. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ

V. L. PETROV, N. KH. SEIFULLINA, S. R. BAIRASHEVA AND N. L. LOSEVA. ENERGETICS OF ASSIMILATING CELLS AND PHOTOSYNTHESIS. I. ON THE RELATION BETWEEN ENERGY AND GAS EXCHANGE IN PHOTOSYNTHESIZING PLANTS. THE EFFECT OF TEMPERATURE

Установлено, что энергетический баланс ассимилирующих клеток более благоприятный, чем это можно ожидать, исходя из балансового уравнения фотосинтеза. Около 40% лучистой энергии, утилизируемой клетками хлореллы, запасается в результате процессов, не сопряженных с выделением кислорода. Эндоэргонические реакции фотосинтеза, не связанные с выделением кислорода, обнаруживают бо́льшую по сравнению с газообменом термоустойчивость.

Фотосинтез представляет собой комплексный процесс жизнедеятельности растений. Он тесно связан не только с другими физиологическими функциями, но и с многообразными реакциями всего растительного организма на воздействие важнейших факторов среды. Весь аппарат и механизм фотосинтеза могут быть лучше поняты во взаимодействии этого процесса и организма в целом с внешней и внутренней средой растения. На это указывает то, что ни один из основных изученных факторов среды (свет, температура, водообеспечение, условия минерального питания и т. д.) не является специфичным для фотосинтеза; каждый из них так или иначе действует на сопутствующие или сопряженные с фотосинтезом процессы (Бриллиант, 1949; Тарчевский, 1964; Заленский, 1969). Поэтому к прямому действию любого фактора (в том числе света) на фотосинтез может присоединяться и косвенное — через посредство других реакций и функций.

С энергетической точки зрения, фотосинтез для растения является основным (из изученных) эндоэргоническим процессом (т. е. связанным с запасанием лучистой энергии за счет ее трансформации в потенциальную энергию белков, липидов, углеводов и других органических веществ). Это позволяет рассматривать фотосинтез в первом приближении как основную приходную статью энергетического баланса ассимилирующих клеток.

Тем самым не исключается постулируемая в настоящее время возможность утилизации лучистой энергии в других фотобиологических процессах, отличных от фотосинтеза, что способствует увеличению общего энергетического потенциала ассимилирующей клетки (Окунцов, Чупахина, 1968, 1970; Шахов, 1971).

Убыль внутренней энергии за счет дыхания, фотодыхания и других возможных экзоэргонических процессов составляет расходную часть энергетического баланса.

© Ботанический журнал, 1974

Энергетический баланс ассимилирующей клетки дает интегральную характеристику ее энергетического состояния. Он отражает баланс между частью поглощенной лучистой энергии, утилизируемой в различных фотоиндуцируемых процессах (в том числе и в процессе фотосинтеза), и всеми энергетическими затратами клетки. Другими словами, энергетический баланс ассимилирующей клетки является интегральным выражением всех эндо- и экзоэргонических процессов, совершающихся в клетке.

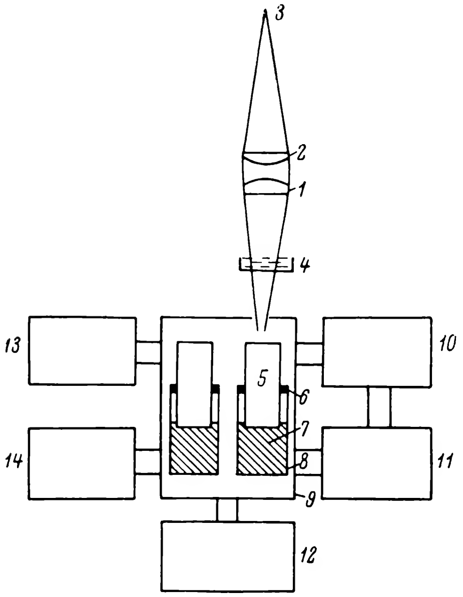
До недавнего времени точная количественная характеристика энергетического состояния клетки была практически невозможна ввиду отсутствия соответствующих методов и аппаратуры, и лишь в последние годы такая возможность стала реальной (Петров, 1969; Петров, Лосева, 1970, 1971, 1972).

В настоящей работе представлены данные сравнительного изучения влияния некоторых факторов внешней среды на энергетику ассимилирующих клеток (охватывающую все стороны ее жизнедеятельности) и на основной эндоэргонический процесс — фотосинтез. В качестве такого фактора в данной части работы выбрана температура.

Методика

Энергетический баланс ассимилирующих клеток *Chlorella pyrenoidosa* определялся по ранее описанной методике с помощью дифференциального фотомикрокалориметра, специально изготовленного для изучения энергетики светоиндуцируемых процессов (Петров, 1969; Петров, Лосева, 1972).

Для увеличения точности и сокращения времени эксперимента, устранения необходимости раздвоения светового потока, осветительная часть установки была видоизменена, что видно из рисунка.



Общая схема фотомикрокалориметрической установки.

Пояснения в тексте.

Свет от источника *3* — лампы КИМ 10×120, находящейся в фокусе линзы *2*, параллельным пучком падает на линзу *1*. Фокусные расстояния линз *1* и *2* одинаковы, их оптические оси параллельны. После прохождения линз свет фокусируется на поверхность световода *5*, пройдя предварительно кювету *4* с жидкостью для устранения инфракрасной радиации и затем попадает в калориметрическую ячейку *8* с объектом *7*. Объект исследования *7* помещается в ячейку из стали *8* и герметически закрывается с помощью затвора *6*. Термобатареи всех элементов после соответствующего соединения подключаются к входу микровольтмикроамперметра постоянного тока *10* и от него к автоматическому потенциометру *11*. Калибровка установки осуществляется через низкоомный потенциометр постоянного тока *14* и пульт управления *13*, связанные с микрокалориметром *9*.

В обе калориметрические ячейки, дифференциально соединенные между собой, вводится равное количество индиферентной (контрольной) к свету жидкости, у которой энергетические параметры под действием света не меняются. После достижения термической однородности между ячейками и установления стационарного значения темнового экспериментального нуля в одну из них вводят световой поток. Возникшую в результате введения света Т. Э. Д. С. компенсируют встречным включением теплового потока эффектом Джоуля второй калориметрической ячейки до совпадения с темновым нулем. Компенсирующая световой поток тепловая мощность учитывается и служит исходной точкой отсчета для всех последующих определений.

Компенсирующая тепловая мощность, определенная в контрольном опыте, остается постоянной; поэтому любые энергетические светоиндуцируемые изменения фотоактивной жидкости (например, суспензия клеток хлореллы) могут быть зарегистрированы, так как их компенсирующая тепловая мощность не равна контрольной. Полученные термограммы являются единственным источником информации об энергетических изменениях, совершающихся в избранной системе.

Следует отметить, что применение описываемого приема требует использования высокостабилизированного во времени светового потока, падающего в ячейку с объектом. Неизменность светового экспериментального нуля в проведенных контрольных опытах в течение длительного времени (рабочий день —7—10 часов) и его воспроизводимость изо дня в день свидетельствовали о высокой степени стабилизации светового потока, регистрируемого на калориметре. Все измерения проводились в диапазоне чувствительности Ф-116/1 — 7.5 мв, при которой в дальнейшем велись опыты и с биологическим объектом.

Для определения интенсивности фотосинтеза применялся амперометрический метод с использованием электрода Кларка (Гришина и др., 1966). Остальные вопросы методического характера описаны ранее (Петров, Лосева, 1970, 1971, 1972).

Результаты и обсуждение

В табл. 1 приведены данные прямых и косвенных определений скорости запасания энергии ассимилирующими клетками хлореллы. Для сопоставления получаемых результатов был использован подход, хорошо известный в литературе и применяемый для косвенной оценки скорости запасания энергии (по газообмену) в процессе фотосинтеза (Ничипорович, 1955; Gaastra, 1958; Насыров, Логинов, 1943; Фалькова, 1963).

Как видно из приведенных в табл. 1 данных, расчетная скорость запасания энергии ниже определяемой непосредственно на калориметре примерно на 40%. Следует отметить, что все определения скорости газообмена и запасания энергии проводилось в строго идентичных условиях; после ресуспензирования хлореллы в буфере Варбурга 9 образец делился на две порции (единство функционального состояния клеток), термостатирование амперометрической ячейки и фотомикрокалориметра осуществлялось от одного ультратермостата (единство температурного режима), определения велись параллельно в одно и то же время в условиях равноэргичного освещения; геометрия амперометрической и калориметрической ячеек, высота столба освещаемой суспензии были одинаковыми и т. д.

Полученные данные свидетельствуют, что расчет скорости запасания энергии по данным газометрических определений сопряжен с ошибкой, величина которой может быть весьма значительной. Эти данные указывают также на возможность запасания части лучистой энергии, поглощенной фотосинтезирующим объектом, без сопутствующего выделения кислорода.

Подобное предположение впервые было сделано Арноном (1962). Он рассматривал фотосинтез «как синтез клеточных веществ за счет химической энергии, полученной при фотохимических реакциях» (стр. 235), что включает возможность ассимиляции CO_2, но не ограничивается ею.

Л. Н. Белл (1965) рассмотрел ряд причин, обусловливающих возможность ошибки при расчете скорости запасания энергии фотосинтезирующим растением по интенсивности газообмена; он пришел к выводу, что простой однозначной связи между количеством энергии, запасаемой растениями на свету, и количеством поглощенного CO_2 или выделенного O_2 нет. Позднее он показал (Белл, 1968; Белл, Шувалова, 1970), что около половины энергии, усваиваемой растением (хлореллой) в синей области

ТАБЛИЦА 1

Сравнительные данные о скорости запасания энергии ассимилирующими клетками хлореллы (кал/мг сухих водорослей в час) при 30° (данные 1972 года)

Дата опыта	Скорость запасания энергии		Непосредственно определяемая скорость запасания энергии в процентах от расчетной
	расчетная по газообмену	прямые определения	
20 III	0.870	1.480	170.11
24 III	0.945	1.187	125.60
28 III	0.652	0.847	130.00
3 IV	0.615	0.684	111.22
4 IV	0.576	0.878	152.43
5 IV	0.745	1.128	151.40
	0.745	1.356	182.01
	0.600	0.953	158.83
11 IV	0.893	0.908	101.68
12 IV	0.684	1.122	141.08
	0.708	1.421	200.70
	0.780	0.830	106.41
14 IV	0.748	0.825	110.42
	0.761	0.775	101.84
17 IV	0.802	1.059	132.04
	0.845	1.028	121.65
	0.744	1.074	144.35
19 V	0.534	0.795	148.87
	0.512	0.815	159.18
20 V	0.599	0.836	139.56
	0.502	0.816	162.55
	0.570	0.765	134.21
22 V	0.503	0.842	147.51
Среднее значение	0.698±0.029	0.984±0.047	140.59

спектра, запасается в результате процесса, не сопряженного с выделением кислорода, в то время как в красной области спектра сопряжение энергообмена и газообмена было полным.

Полученные нами результаты свидетельствуют, что более трети энергии, утилизируемой ассимилирующими клетками хлореллы на белом свету, запасается без соответствующего выделения кислорода. Это означает, что в норме (поскольку использовался белый свет, а не его узкая спектральная область) скорость запасания энергии примерно на 30—40% выше, чем это можно было ожидать, исходя из данных газометрических определений.

Возможность запасания энергии в реакциях, не сопряженных с выделением кислорода, однако, не должна расцениваться как прямое указание на соотношение между циклическим и нециклическим фотофосфорилированием в интактной клетке. Восстановление углекислоты до уровня углеводов связано с выделением кислорода и включает, очевидно, оба вида фосфорилирования; правда, есть указания, что для этого процесса достаточно одного нециклического фосфорилирования (см., например, Tanner и др., 1969). Фотоэндоэргоническим процессом, не связанным непосредственно с выделением кислорода, могут быть циклическое и аналогичные ему виды фосфорилирования. Интактная клетка, возможно, располагает большим набором фотоэндоэргонических реакций, чем это известно в настоящее время, и не ограничивается циклическим и нециклическим фотофосфорилированием. Исходя из этого, полученные нами результаты можно рассматривать как указание на возможность запасания лучистой энергии без соответствующего выделения кислорода (пока без конкретизации тех фотоэндоэргонических процессов, которые не сопряжены с выделением кислорода).

В последние годы был получен ряд данных, подкрепляющих результаты наших экспериментов. Показано, что при исключении ассимиляции углекислоты (анаэробные условия, подавление фотосинтеза специфическими ингибиторами, освещение дальним красным светом и т. д.) скорость ряда эндоэргонических процессов — фотоассимиляции глюкозы (Kandler, 1954), ацетата (Wiessner, 1965), поглощения и метаболизации P^{32} (Urbach, Gimmler, 1970), биосинтеза крахмала из экзогенной меченой глюкозы (Maclachlan, Porter, 1959), биосинтеза крахмала из эндогенных меченых предшественников (Глаголева, Заленский, 19~~4~~66) — достаточно велика; все это указывает на возможность запасания энергии без соответствующих изменений в газообмене. Одним из основных источников эндоэргонических процессов, обусловливающих наблюдаемый эффект, может служить циклическое фосфорилирование (как это и предполагается в рассмотренных выше работах); однако можно также предполагать наличие дополнительных светоиндуцируемых эндоэргонических процессов, роль и вклад которых в энергетику изучены слабее (Окунцов, Чупахина, 1968, 1970; Шахов, 1971).

С точки зрения энергетики ассимилирующей клетки представленный материал свидетельствует о более высоком энергообеспечении, о более благоприятном для клетки энергетическом балансе (соотношении экзо- и эндоэргонических процессов), чем это обычно считается.

В последующей серии опытов исследовалось последействие нагрева (40°—45°—50°—60°) на скорость запасания энергии и интенсивность фотосинтеза. Хлорелла в среде Тамийя в течение часа выдерживалась в темноте при заданной температуре и после стандартной подготовки (центрифугирование, ресуспензирование в буфере Варбурга 9 и т. д.), через час после окончания нагрева проводились соответствующие определения. Только для температуры 60° время тепловой обработки было 10 минут. Полученные данные приведены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Влияние температуры на скорость запасания энергии ассимилирующими клетками хлореллы (кал/мг сухих водорослей в час); последействия прогрева при 45° в течение часа (опыты 1972 г.)

Дата опыта	Скорость запасания энергии		Непосредственно определяемая скорость запасания энергии в процентах от расчетной
	расчетная по газообмену	прямые определения	
3 IV	0.385	0.414	108.05
4 IV	0.409	0.551	134.71
	0.329	0.574	174.47
	0.453	0.572	126.27
	0.340	0.583	171.47
	0.300	0.505	168.33
5 IV	0.233	0.500	214.59
	0.361	0.784	218.00
7 IV	0.480	0.725	151.04
10 IV	0.416	0.743	178.60
	0.512	0.709	146.28
11 IV	0.623	0.956	153.46
	0.500	0.857	171.40
12 IV	0.517	0.738	142.74
	0.464	0.824	177.58
Среднее значение	0.425±0.026	0.687±0.038	162.46

Тепловая обработка вызвала значительное снижение скорости запасания энергии независимо от способа учета искомого показателя. Важно другое — в этих условиях уже более половины энергии (примерно 60%), усваиваемой хлореллой, запасается в результате процессов, не сопряженных с выделением кислорода, в то время как в оптимальных температурных условиях (табл. 1) разница составляла 30—40%.

Приведенные в табл. 2 данные позволяют сделать некоторые предположения.

1. Термоустойчивость и репаративная способность фотоэндоэргонических реакций, не связанных с выделением кислорода (например, типа циклического фотофосфорилирования), выше, чем у реакций, сопряженных с выделением кислорода.
2. Процесс аккумуляции энергии не является самым хрупким звеном в жизнедеятельности ассимилирующей клетки.

В каком отношении к ранее известным в литературе фактам находятся полученные нами результаты и сделанные предположения и как их можно объяснить?

В последние годы фотосинтез стал рассматриваться в числе других показателей функционального состояния растения для характеристики их устойчивости к действию неблагоприятных факторов среды (в том числе и к экстремальным температурам). Обнаружено, что это наиболее чувствительная к температуре, но и наиболее легко репарируемая функция растительной клетки (Александров, 1963, 1964; Семихатова, 1964; Лютова, Кислюк, 1971). Снижение интенсивности фотосинтеза является одним из первых признаков повреждения ассимилирующих клеток.

Энергетической основой фотосинтеза являются эндоэргонические реакции фотофосфорилирования, относительно устойчивости которых к воздействию температуры нет единого мнения.

В опытах С. Г. Галеевой (Галеева и др., 1965; Галеева, 1967) после прогрева как листьев, так и изолированных хлоропластов фотофосфорилирование подавлялось в большей степени, чем реакция Хилла. Разобщение этих реакций происходило уже при нормальной температуре, поскольку оптимум фотофосфорилирования находился около 15°, а реакция Хилла — при 32—34°. Судя по данным, приводимым авторами (Галеева и др., 1965), циклическое фосфорилирование обнаруживало более низкую по сравнению с нециклическим резистентность к повышенным температурам.

К сходным выводам на основании косвенных данных приходят и некоторые другие авторы (Чернов, 1967; Чернов и др., 1967, 1969, 1971).

Известна и иная точка зрения. Для выявления причин снижения интенсивности фотосинтеза при действии повреждающей температуры М. И. Лютова и др. (1970) провели сравнительный анализ степени подавления фотосинтеза и отдельных составляющих его реакций после действия высокой и низкой температуры на листья ряда растений. После кратковременного (10 минут) и длительного (17—18 часов) прогрева листьев гороха при температуре 38—40—42—44° интенсивность фотосинтеза листьев снизилась значительно сильнее, чем циклическое и нециклическое фотофосфорилирование и реакция Хилла у изолированных из них хлоропластов. Выявлена примерно одинаковая чувствительность нециклического фосфорилирования и реакции Хилла. Характерно, что тепловое воздействие (40°), приводящее к существенному (примерно на 60%) подавлению нециклического фосфорилирования, практически не сказывалось на скорости циклического фосфорилирования. «Циклическое фосфорилирование проявляет наибольшую устойчивость и к кратковременному, и к длительному действию высокой температуры» (Лютова и др., 1970 : 169).

Т. А. Глаголева и О. В. Заленский (1971) оценивали относительную скорость фотофосфорилирования у хлореллы по скорости биосинтеза крахмала из эндогенных меченых соединений, образовавшихся после кратковременного фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$. Они обнаружили, что в интервале температур от 10 до 38° циклическое фосфорилирование меньше зависит от температуры, чем нециклическое.

В результате теплового закаливания, как известно, увеличивается теплоустойчивость самых разнообразных функций клетки — движения протоплазмы, дыхания, избирательной проницаемости и т. д. Возрастает также термостабильность фотосинтетического аппарата растения. О. Г. Агеева и М. И. Лютова (1971) у закаленных растений гороха обнаружили меньшее снижение скорости нециклического фотофосфорилирования при тепловом повреждении (40—42°) по сравнению с контрольными. Скорость нециклического фотофосфорилирования у хлоропластов, выделенных из закаленных листьев гороха, снижалась на 45%, в то время как скорость циклического фотофосфорилирования в хлоропластах из тех же листьев не изменялась.

Циклическое фотофосфорилирование обнаруживает большую резистентность к действию не только высокой, но и пониженной температуры (Hall, Arnon, 1962; Лютова и др., 1970), к дефициту элементов минерального питания (Зайцева, Островская, 1968), ультрафиолетовым лучам (Shavit, Avron, 1963; Trebst, Pistorius, 1965), к условиям освещения (Осипова и др., 1971).

Мнение о большей терморезистентности такого важного в жизнедеятельности ассимилирующей клетки эндоэргонического процесса, каким является циклическое фотофосфорилирование, согласуется с нашими данными о скорости запасания энергии после действия повреждающей температуры. Эти данные согласуются также с предположением Арнона (1962), что в условиях, вызывающих торможение или прекращение фотосинтеза, в растениях могут осуществляться реакции биосинтеза веществ, непосредственно не связанных с циклом Кальвина, но сопряженных с запасанием энергии. Энергетической основой этих биосинтезов может служить циклическое фосфорилирование.

Усиление эндоэргонических процессов, не связанных с выделением кислорода, имеет определенный биологический смысл. Защитно-приспособительные реакции, возникающие во время действия экстремальной температуры, наиболее полно проявляются в период ее последействия. Они включают повышение энергетического потенциала клетки за счет наиболее термостабильных реакций и уровня синтетических процессов, направленных на восстановление поврежденных высокой температурой структур и функций. Позднее нормализуется основной эндоэргонический процесс — ассимиляция углекислоты — процесс, сопряженный с выделением кислорода.

Однако не сопряженный с выделением кислорода эндоэргонический процесс, как указывалось ранее, не обязательно идентичен циклическому фосфорилированию. Известно, что циклическое фосфорилирование насыщается при более низких интенсивностях света, чем нециклическое или ассимиляция углекислоты (Kandler, 1957; Tanner и др., 1965; Симонис, 1969). Относительно энергоемкости этого процесса при насыщающих интенсивностях света данные в литературе отсутствуют.

В дополнение к сказанному следует остановиться на некоторых других возможных объяснениях наблюдаемого расхождения между газо- и энергообменом как в норме, так и при действии повышенных температур. К их числу в первую очередь можно отнести дыхание.

При использовании балансового уравнения фотосинтеза для энергетических расчетов по газообмену коэффициент $KO_2=112$ ккал./моль O_2 вычисляется как величина полного сгорания образующегося продукта, отнесенного к одному молю кислорода. Однако при дыхании, как известно, не вся энергия деградирует в тепло (что справедливо только для свободного окисления). Часть энергии, в результате сопряжения окисления с фосфорилированием, может быть использована в дальнейшем (Ленинджер, 1969). Тогда определяемое непосредственно количество запасенной энергии должно оказаться выше значения, рассчитываемого по газообмену. Сказанное, по-видимому, справедливо и для случая действия на растения повышенных температур. По данным О. А. Семихатовой (1972), при критической для дыхания повышенной температуре интенсивность фосфорилирования не только не снижается, но может даже возрастать, а энергетическая эффективность дыхания практически остается постоянной.

На свету в растении функционирует и другой тип дыхания — фотодыхание, механизм которого изучен недостаточно. Процесс активации поглощения кислорода на свету может быть сопряжен с фосфорилированием, т. е. являться эндоэргоническим процессом (Hoch, Owens, Kok, 1963, — цит. по: Белл, 1972); это в известной степени может быть причиной разницы между энерго- и газообменом. В принципе в данном случае не существенно, усиливается ли обычное темновое дыхание на свету, особенно в условиях повышенной температуры, или же имеет место световое поглощение кислорода. Важно лишь, чтобы поглощение кислорода было сопряжено с запасанием части энергии окисления в ассимилирующей клетке.

При дальнейшем повышении температуры (50° в течение часа или 60° в течение 10 минут) характер энергетических процессов в освещаемых клетках хлореллы резко изменился. Особенно это заметно при тепловой обработке при 60°. Данные приведены в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Влияние тепловой обработки клеток хлореллы на интенсивность экзоэргонических процессов

Интенсивность света, эрг/кв. см·сек.	Интенсивнось экзоэргонических процессов в клетках хлореллы, прогретых при 60° в течение 10 минут, кал/мг сухих водорослей в час		
	24 VI 1969	27 VI 1969	29 VI 1969
6760	0.000	0.000	0.000
12190	0.028	0.000	0.062
35460	0.047	0.076	0.104
65000	0.114	0.195	0.114
88640	0.371	0.228	0.195
160000	0.548	0.271	0.314

Как видно из приводимых в табл. 3 данных, после жесткой тепловой обработки произошло не только полное ингибирование процесса запасания энергии, но и резкое усиление экзоэргонических процессов, что свидетельствует о явных нарушениях в энергетическом обмене клеток хлореллы. Одновременно было зарегистрировано усиление светового поглощения кислорода. Сходные результаты были получены и при температуре 50°.

Усиление экзоэргонических процессов, по-видимому, связано с деструктивными изменениями в фотосинтетическом аппарате в результате сенсибилизированного хлорофиллом фотоокисления (Рабинович, 1951; Ломагин, 1969). Отсутствие функциональной защиты от избыточной фотохимической энергии у поврежденных нагревом клеток приводит к усилению светового повреждения. Сенсибилизируемое хлорофиллом фотоокисление направляется на протоплазменные структуры, что приводит к усилению термогенеза. Кроме того, известно, что нарастающее действие повышенной температуры способствует усилению гидролитических процессов, возрастает деполимеризация высокомолекулярных протоплазматических соединений, проницаемость, вымываемость органических соединений и электролитов и т. д. В этих условиях энергия интенсивных окислительных процессов не используется на биосинтезы и усиливается термогенез (Альтергот, 1936, 1964, 1969; Севрова, 1963; Альтергот и др., 1966).

Как указывает Рабинович (1959), при повышении температуры, раньше или позже, наступает такой момент, когда все жизненные функции клетки полностью подавляются. Это состояние известно под названием «тепловой комы». В своих первых стадиях тепловая кома обратима, но в конце концов она ведет к гибели организма. С энергетической точки зрения, как это видно из приведенных данных, тепловая кома характеризуется бурным усилением экзоэргонических процессов.

В последействии нагрева клеток хлореллы при температуре 40° не выявилось существенных различий по сравнению с контролем; наблюдалось лишь незначительное усиление как скорости запасания энергии, так и выделения кислорода. По этой причине соответствующие данные в работе не приводятся.

Учитываемые в настоящей работе показатели — непосредственно определяемая скорость запасания энергии ассимилирующими клетками хлореллы и скорость ее, рассчитанная на основании балансового уравнения фотосинтеза — соотносятся между собой как целое и частное. Первый показатель характеризует энергетическое состояние клетки в целом, второй — ее основной эндоэргонический процесс. Сопоставление этих показателей приводит к выводу, что энергообеспечение ассимилирующей клетки значительно выше, чем это предполагается, исходя из результирующего газообмена. По-видимому, разница в показаниях может быть еще больше in vitro, так как в этом случае будет отсутствовать вклад экзоэргонических процессов, обусловленных жизнедеятельностью клетки как таковой.

Термоустойчивость и репаративная способность фотоэндоэргонических реакций, не связанных с выделением кислорода, выше, чем у реакций, сопряженных с выделением кислорода. Это свидетельствует о том, что процесс аккумуляции энергии не является самым хрупким звеном в жизнедеятельности ассимилирующей клетки, как это предполагается в большинстве случаев.

ЛИТЕРАТУРА

Агеева О. Г., М. И. Лютова. (1971). Влияние теплового закаливания гороха *Pisum sativum* L. на фотосинтез и фотохимические реакции. Бот. ж., 56, 9. — Александров В. Я. (1963). Цитофизиологические и цитоэкологические исследования устойчивости растительных клеток к действию высоких и низких температур. Тр. БИН АН СССР, сер. 4, Экспер. бот., 16. — Александров В. Я. (1964). Изучение изменения устойчивости растительных клеток к действию различных агентов в связи с задачами цитоэкологии. В сб.: Клетка и температура среды. Тр. Междунар. симпоз. по цитоэкологии, 98. — Альтергот В. Ф. (1936). О причинах гибели растений при высоких температурах. Изв. АН СССР, отд. математ. и естеств. наук, сер. биол., 1. — Альтергот В. Ф. (1964). Биохимические механизмы гибели, устойчивости и приспособления растений при действии высоких температур в природе. В сб.: Клетка и температура среды. Тр. Междунар. симпоз. по цитоэкологии, 185. — Альтергот В. Ф. (1969). Приспособление растений к повышенной температуре среды. В сб.: Физиология приспособления и устойчивости растений при интродукции, 169. — Альтергот В. Ф., К. П. Волгина, А. И. Новоселова, О. К. Севрова. (1966). Регуляторные механизмы формирования жароустойчивости растений. В сб.: Физиологические механизмы регуляции приспособления и устойчивости у растений, 5. — Арнон Д. И. (1962). Фотосинтетическое фосфорилирование и единая схема фотосинтеза. Тр. 5 Междунар. биохим. конгр., Механизм фотосинтеза, симпоз., 6. — Белл Л. Н. (1965). О соотношении между энергетическим и газовым обменом в фотосинтезирующих растениях. В сб.: Биохимия и биофизика фотосинтеза, 252. — Белл Л. Н. (1968). Свет и энергетика фотосинтеза. Автореф. докт. дисс. — Белл Л. Н. (1972). Качество света как фактор, регулирующий энергетику фотосинтеза. В сб.: Теоретические основы фотосинтетической продуктивности, 50. — Белл Л. Н., Н. П. Шувалова. (1970). Запасание энергии синего света, не сопряженное с выделением кислорода. Физиол. раст., 17, 5. — Бриллиант В. А. (1949). Фотосинтез как процесс жизнедеятельности растения. — Галеева С. Г. (1967). Влияние некоторых экстремальных факторов на фотосинтетическое фосфорилирование изолированных хлоропластов. Автореф. канд. дисс. — Галеева С. Г., И. А. Чернов, З. В. Гришина. (1965). Влияние температуры на световые реакции изолированных хлоропластов. В сб.: Вопросы водообмена культурн. раст., 116. — Глаголева Т. А., О. В. Заленский. (1966).

О биоэнергетике ассимилирующих клеток *Chlorella pyrenoidosa* Chick. Бот. ж., 51, 12. — Глаголева Т. А., О. В. Заленский. (1971). Зависимость фотофосфорилирования интактных клеток *Chlorella pyrenoidosa* Chick. от интенсивности освещения и температуры. В сб.: Биохимия и биофизика фотосинтеза, 176. — Гришина Г. С., Л. Н. Белл, Л. Н. Букина. (1966). Применение амперометрического метода для исследования обмена кислорода на свету. Физиол. раст., 13, 4. — Зайцева Н. А., Л. К. Островская. (1968). Фотосинтетическое фосфорилирование в хлоропластах здоровых и хлорозных растений. Физиол. раст., 15, 3. — Заленский О. В. (1969). Фотосинтетическая функция в связи с экологическими особенностями и физиологическим состоянием растений. Междунар. симпоз.: Продуктивность фотосинтезирующих систем, ч. 2. — Ленинджер А. Л. (1966). Митохондрия. — Ломагин А. Г. (1969). Влияние света на устойчивость растительных клеток к повреждению. Усп. совр. биол., 67, 1. — Лютова М. И., И. М. Кислюк. (1971). Последействие нагревания и охлаждения листьев на фотосинтез и фотохимические реакции. В сб.: Фотосинтез и использование солнечной энергии, 193. — Лютова М. И., И. М. Кислюк, О. А. Агеева. (1970). Вопросы интерпретации результатов исследования действия температур на фотохимическую активность хлоропластов. В сб.: Методы исследования фотофосфорилирования, 167. — Насыров Ю. С., М. А. Логинов. (1963). Потенциальный фотосинтез и коэффициент использования солнечной энергии растениями Таджикистана. В сб.: Потенциальная интенсивность и продуктивность фотосинтеза растений Таджикистана.— Ничипорович А. А. (1955). О методах учета и изучения фотосинтеза как фактора урожайности. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 10. — Окунцов М. М., Г. Н. Чупахина. (1968). Несовпадение спектров действия биосинтеза аскорбиновой кислоты и фотосинтеза. Информ. бюлл. Сибирск. инст. физиол. и биохим. раст. СО АН СССР, Иркутск. — Окунцов М. М., Г. Н. Чупахина. (1970). Влияние света различного спектрального состава на биосинтез аскорбиновой кислоты в проростках ячменя. В сб.: Вопросы фотосинтеза, 2. — Осипова О. П., Х. Я. Хейн, А. А. Ничипорович. (1971). Активность фотосинтетического аппарата растений, выросших при разной интенсивности света. Физиол. раст., 18, 2. — Петров В. Е. (1969). К методике изучения энергетики растений. В сб.: Функциональные особенности хлоропластов, 118. — Петров В. Е., Н. Л. Лосева. (1970). К методике изучения энергетики фотосинтеза. Физиол. раст., 17, 5. — Петров В. Е., Н. Л. Лосева. (1971). Скорость запасания энергии как интегральный показатель функционального состояния фотосинтезирующей клетки. В сб.: Биохимия и биофизика фотосинтеза, 115. — Петров В. Е., Н. Л. Лосева. (1972). Изменение энергетического баланса фотосинтезирующей водоросли *Chlorella pyrenoidosa* в зависимости от ее функционального состояния и условий освещения. Физиол. раст., 19, 1. — Рабинович Е. (1951, 1959). Фотосинтез, 1 (1951), 3 (1959). — Севрова О. К. (1963). Экспериментальное повышение устойчивости растений к повышенным температурам. В сб.: Физиологические основы приемов повышения продуктивности и устойчивости растений в Сибири. — Семихатова О. А. (1964). Интенсивность и динамика фотосинтеза молодых листьев кукурузы после различной длительности выдерживания их при высокой температуре. В сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды, 55. — Семихатова О. А. (1972). Энергетический обмен при дыхании растений в условиях повышенной температуры. Автореф. докт. дисс. — Симонис В. (1969). Фотофосфорилирование in vivo (методы, условия, изменчивость). Междунар. симпоз.: Продуктивность фотосинтезирующих систем, ч. 2. — Тарчевский И. А. (1964). Фотосинтез и засуха. — Фалькова Т. В. (1963). Об использовании солнечной радиации на фотосинтез высокогорными растениями Памира. В сб.: Потенциальная интенсивность и продуктивность фотосинтеза растений Таджикистана. — Чернов И. А. (1967). Влияние некоторых экстремальных факторов на фотосинтез изолированных из клеток хлоропластов. Автореф. канд. дисс. — Чернов И. А., Т. М. Хлюстова, Д. З. Шакирова, Л. И. Гришина. (1967). Исследование последействия субмаксимальных температур на фотосинтез изолированных хлоропластов. Тезисы совещ.: Фотосинтез и использование солнечной радиации, Душанбе. — Чернов И. А., Т. М. Хлюстова, Д. З. Шакирова, Л. И. Гришина. (1971). Последействие температуры на фотосинтез изолированных хлоропластов. В сб.: Фотосинтез и использование солнечной энергии. — Чернов И. А., Д. З. Шакирова, Л. И. Гришина. (1969). Фотосинтез изолированных хлоропластов после действия субмаксимальных температур. В сб.: Функциональные особенности хлоропластов. — Шахов А. А. (1971). Светоимпульсная стимуляция растений. — Gaastra P. (1958). Light energy conversion in field crops in comparison with the photosynthetic efficiency under laboratory conditions. Meded. Landbouw. Wageningen, 58, 4. — Hall D. O., D. I. Arnon. (1962). Photosynthetic phosphorylation above and below 0° C. Proc. Nat. Acad. Sci., 48, 5. — Kandler O. (1954). Über die Beziehungen zwischen Phosphathaushalt und Photosynthese. II. Gesteigerter Glucoseeinbau im Licht als Indicator einer lichtabhangigen Phosphorylierung. Zeitschr. Naturforsch., 9b, 10. — Kandler O. (1957). Uber die Beziehungen zwischen Phosphathaushalt und Photosynthese. 4. Zur Frage einer stochiometrischen Beziehung zwischen CO_2 Reduktion und Phosphatumsatz. Zeitschr. Naturforsch., 12b, 5. — Maclachlan G. H., H. K. Porter. (1959). Replacement of oxydation by light as the energy source for glucose metabolism in tobacco leaves. Proc. Roy. Soc. London, 150. — Shavit N., M. Avron. (1963). The effect of ultraviolet light on photophosphory-

lation and the Hill reaction. Biochim. et Biophys. Acta, 66, 2. — Tanner W., L. Dochsel, O. Kandler. (1965). Effects of DCMU and antimycin A on photoassimilation of glucose in *Chlorella*. Plant Physiol., 40, 6. — Tanner W., A. Loffler, O. Kandler. (1969). Cyclic photophosphorylation in vivo and its relation to photosynthetic CO_2 fixation. Plant Physiol., 44, 3. — Trebst A., E. Pistorius. (1965). Photosynthetische Reaktionen in UV-bestrahlten Chloroplasten. Zeitscr. Naturforsch., 20b, 9. — Urbach W., U. Gimmler. (1970). Photophosphorylierung und photosynthetische $C^{14}O_2$ Fixierung in vivo. 1. Vergleich von cyclischer und non-cyclischer Photophosphorylierung mit der photosynthetischen $C^{14}O_3$ Fixierung. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 162, 3. — Wiessner W. (1965). Quantum requirement for acetate assimilation and its significance for quantum measurements in phosphorylation. Nature, 205, 56.

Казанский
государственный университет.

Получено 1 VIII 1972.

SUMMARY

The calculation of energy storage speed according to gasometrical data is concominated with errors. About 40% of ray energy, utilized by *Chlorella* cells, is stored in the course of processes, not associated with the giving off of oxigen. Endoergonic processes, not connected directly with oxigen give off, posess greater thermostability compared with gas exchange. After the effect of hard thermal treatment the exoergonic processes increased sharply, which indicates energetic breakage in the *Chlorella* cells.

УДК 581.9+581.5+581.524]582.35+584.4 (470.32) 582.632.2 : 634.948

Ю. Н. Нешатаев и В. Г. Плавников

ФИТОЦЕНОЛОГИЧЕСКИЙ, ФЛОРОГЕНЕТИЧЕСКИЙ, БИОЛОГИЧЕСКИЙ, ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВИДОВОГО СОСТАВА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ СРЕДНЕРУССКИХ ЛЕСОСТЕПНЫХ ДУБРАВ

YU. N. NESHATAEV AND V. G. PLAVNIKOV. THE PHYTOCOENOLOGICAL, FLOROGENETICAL, BIOLOGICAL AND ECOLOGICAL ANALYSIS OF SPECIFIC COMPOSITION OF VASCULAR PLANTS IN MIDDLE-RUSSIAN FOREST-STEPPE OAK FORESTS

Дан анализ 300 видов сосудистых растений, встреченных в среднерусских лесостепных дубравах. Это позволило установить их роль в сложении фитоценозов дубняков и флорогенетические особенности, распределение по типам ценоареалов, по типам строения надземных и подземных органов, биологии цветения и плодоношения, по их отношению к свету, а также к кислотности, богатству и влажности почвы.

Во флоре дубрав преобладают растения с евразиатскими типами ареалов, много выходцев из мелколиственных березовых лесов, обычны мезофиты, мезотрофы, нейтрофилы и гелиофиты. Среди доминантных и константных видов исключительную роль играют представители неморальной исторической свиты со среднеевропейскими ареалами.

Важнейшим показателем строения растительных сообществ является видовой состав. Анализ видового состава фитоценозов должен основываться на всестороннем изучении его компонентов (Толмачев, 1959; Сакало, 1961; Понятовская, 1964; Блюменталь, 1967).

Несмотря на хорошую общую изученность флоры отдельных районов лесостепи (Левицкий, 1957; Голицын, 1961; Дохман, Носова, 1965; Самсонова, 1971; Машкин, 1971, и др.), она, на наш взгляд, недостаточно полно анализировалась для целей более глубокого и полного использования при классификации растительного покрова лесостепи. Нами сделана попытка осветить особенности видового состава важнейшей формации среднерусской лесостепи — дубовых лесов.

Анализ видового состава был произведен на основе 1300 геоботанических описаний круговых и опорных пробных площадей, заложенных в процессе крупномасштабного картирования выборочно-статистическим методом в 1962—1969 гг. во всех наиболее крупных и известных лесных массивах центральной части южной лесостепи (Нешатаев, 1970). Эти дубравы обычно отдельными островами располагаются на возвышенных берегах рек и прилегающих к ним водораздельных плато (нагорные дубравы). Описаниями не были охвачены остальные экотопы дубрав (на песках и супесях, в поймах рек), что сказалось на числе и наборе видов. Таким образом, охвачены лишь дубравы, близкие по местоположению к зональным типам лесов в лесостепи. В отдельных лесных массивах при этом было зарегистрировано различное количество сосудистых растений. Так, в Белгородской области число видов в описаниях дубняков было следующим: в учебно-опытном лесном хозяйстве «Лес на Ворскле» — 162, в ур. Мелкий лес Борисовского района — 126, в ур. Городище Алексеевского района — 84, в Неклюдовском лесничестве Шебекинского района — 96; в Воронежской области в Теллермановском опытном лесничестве Борисоглебского района — 111, в Козловском лесничестве Бутурлиновского лесхоза (Шипов лес) — 116; в Курской области в ур. Казацкий лес (Центрально-Черноземный государственный заповедник) — 163 вида.

Данные геоботанических описаний из бланков и все сведения об отдельных видах были перенесены на перфокарты с краевой перфорацией (типа К-5), с помощью которых был проведен в дальнейшем анализ видового состава сообществ дубрав: систематический, биологический, флорогенетический, фитоценотический и экологический.

При анализе видового состав были использованы основные флористические сводки и определители растений СССР. Названия растений всюду в работе приводятся по «Флоре средней полосы европейской части СССР» (Маевский, 1964). Также были использованы рукописи докторских диссертаций Г. М. Зозулина (1970) и Ю. Р. Шеляг-Сосонко (1971).

Авторы выражают искреннюю признательность сотруднице кафедры геоботаники Ленинградского университета Л. И. Самсоновой за консультации и представление рукописных материалов по флоре учлесхоза «Лес на Ворскле», не вошедших в опубликованную сводку (Самсонова, 1971).

Во всех ярусах среднерусских лесостепных нагорных дубрав изученных массивов зарегистрировано 300 сосудистых растений. Если учесть, что в каждой из областей черноземного центра России (Курской, Белгородской и Воронежской) в среднем насчитывается около 1200 видов (из 2300 видов, описанных во «Флоре» Маевского, 1964), то в исследованных нами лесостепных дубняках произрастает не менее 25% всех видов этого района. Интересно, что, по данным Шеляг-Сосонко (1971), в дубовых лесах Украины встречается 486 видов семенных и папоротникообразных растений, что составляет 19% всей дикорастущей флоры Украины. Для дубрав бывш. Орловской губернии В. Н. Хитрово (1925) приводит цифру 313 видов, что составляет около 29% флоры губернии.

Особого внимания заслуживает также систематическая структура флоры лесостепных дубрав (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Количество видов и родов 10 важнейших семейств растений среднерусских лесостепных дубрав

Семейства	Количество			
	родов	%*	видов	%*
Compositae	27	14	41	14
Gramineae	17	9	24	8
Rosaceae	15	8	23	8
Leguminosae	11	6	23	8
Labiatae	15	8	17	6
Liliaceae	11	5	17	6
Ranunculaceae	9	5	13	4
Caryophyllaceae	9	5	13	4
Umbelliferae	10	5	10	3
Campanulaceae	2	1	9	3
Итого	126	67*	190	64*

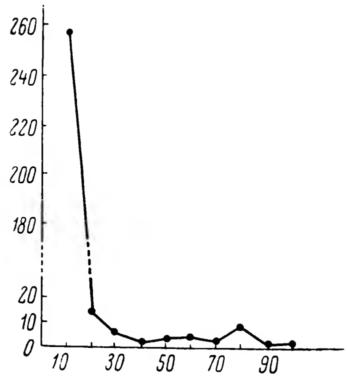
* Процент от числа всех родов и видов.

Из проанализированных 300 видов, принадлежащих к 196 родам и 58 семействам, наибольшим числом видов (64%) представлены важнейшие 10 семейств (190 видов из 126 родов). Такое распределение видов по семействам сходно с данными, приводимыми А. И. Толмачевым (1970) для конкретных флор среднеевропейской флористической области. Бросается в глаза, что виды самого представительного с флористической точки зрения сем. *Compositae* не являются ни доминантами, ни константными в сообществах дубняков, так же как и виды других самых распространенных семейств, занимающих ведущие места среди общей флоры дубняков. Близкий порядок расположения имеют первые 5 семейств во флоре дубняков Украины, в то время как остальные семейства занимают другие места (Шеляг-Сосонко, 1971).

Преобладают во флоре дубняков по числу видов травы (269 видов), деревьев всего 16 видов, кустарников — 15 (табл. 2). Характерно, что большинство видов в дубравах имеют невысокие показатели обилия (низкое проективное покрытие и обилие, по Друде), а из хозяйственно-биологических групп наблюдается явное преобладание видов разнотравья (82%). Остальные группы представлены малым числом видов: злаки — 24 вида (8%), бобовые — 22 вида (7%) и осоковые — 8 видов (3%).

На первый взгляд создается впечатление довольно заметного видового разнообразия дубняков, но изучение константности видов в сообществах показало, что подавляющее большинство их очень редко встречается в дубняках и имеет константность менее 10% (257 видов, или 86% — см: рисунок).

В составе дубрав отсутствуют исключительно константные виды (более 90%), кроме главной древесной породы — дуба черешчатого *Quercus robur*, что связано с выбором для исследования формации Querceta roboris. Наиболее константными оказались лишь доминанты (табл. 3 и 4). Кроме того, из видов с высокой константностью следует отметить *Glechoma hirsuta* — 47%, *Geum urbanum* — 42%, *Orobus vernus* — 45%, *Viola mirabilis* — 62%, *Pulmonaria obscura* — 58%.



Распределение видов по классам встречаемости в лесостепных дубравах.

По оси ординат — число видов растений; *по оси абсцисс* — их встречаемость, %.

Среднерусские лесостепные дубравы, отличающиеся от украинских правобережных, заднепровских и прикарпатских прежде всего отсутствием в древостое граба *Carpinus betulus* и бука *Fagus silvatica*, принадлежат к типу сложных многоярусных сообществ и характеризуются меньшим числом видов древесных и кустарниковых форм. Главной лесообразующей породой и эдификатором является *Quercus robur*, к которому часто примешиваются *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides;* реже встречаются *Ulmus glabra* и *Pyrus communis*. Обычно дубравы характеризуются разнообразным и развитым подростом, состоящим из клена, ильма и ясеня. Под пологом древесного яруса в дубравах бывает развит также подлесок, состоящий в основном из лещины *Corylus avellana*. Характерны также *Euonymus verrucosa*, реже встречаются *E. europaea* и *Thelycrania sanguinea*.

ТАБЛИЦА 2

Распределение основных групп растений среднерусских лесостепных дубрав по классам обилия, по Друде (число видов)

Группы растений	Число видов, имеющих обилие					Всего видов
	sol	sp	cop$_1$	cop$_2$	cop$_3$	
Деревья	10	2	1	—	3	16
Подрост	3	2	1	2	4	12
Кустарник	4	2	4	4	1	15
Травы	237	11	15	4	2	269

Своеобразным исключением является учлесхоз «Лес на Ворскле», где подлесок развит слабо и совершенно отсутствует лещина, что, по-видимому, связано с антропогенным влиянием (Нешатаев, 1967).

Все перечисленные выше виды древесного и кустарникового ярусов по классификации жизненных форм Раункиера (Raunkiear, 1934) относятся к макро- или к мезофанерофитам (31 вид из 300 проанализированных, или 10%). По Зозулину (1959), их можно отнести к рестативному типу и подтипу зимнелистопадных кронообразующих одноосевых (деревья) и многоосевых (кустарники) растений. В историческом аспекте многие из них относятся к неморальной свите, главным образом к ее древненеморальному и паннеморальному вариантам, которые флорогенетически связаны с третичными тургайскими лесами (Клеопов, 1941; Зозулин, 1955).

Характерной особенностью травостоя лесостепных дубрав является яркая выраженность во времени двух синузий — весенней и летней, что связано главным образом с изменением освещенности под пологом леса в период вегетации.

Весенняя синузия представлена в дубравах рано- и красивоцветущими эфемероидами, многолетними коротковегетирующими рестативными

ТАБЛИЦА 3

Доминанты древесного и кустарникового ярусов среднерусских лесостепных дубрав, их встречаемость и принадлежность к историческим свитам и флористическим областям

Вид	Встречаемость, %	Историческая свита	Флористическая область
Деревья			
Quercus robur	100	ПН	СЕ
Acer platanoides	56	ПН	СЕ
Fraxinus excelsior	52	ПН	СЕ
Tilia cordata	44	ПН	СЕ
Кустарники			
Corylus avellana	62	ДН	СЕ
Acer campestre	55	ЕН	СЕ
Euonymus verrucosa	53	ПН	СЕ
E. europaea	18	ДН	СЕ
Acer tataricum	16	ВН	СЕ
Thelycrania sanguinea	16	ЕН	СЕ
Rhamnus cathartica[1]	10	ПН	СЕ
Rubus caesius	6	СБ	ЕА
Rubus idaeus	1	ЕТ	ЕА
Prunus spinosa	1	ВН	ЕА
Viburnum opulus	< 1	ЗБ	ЕА

Примечание к табл. 3 и 4. Исторические свиты и их варианты даны по Г. М. Зозулину (1955).

Неморальная свита: ДН — древненеморальная, ПН — паннеморальная, ЕН — европейсконеморальная, ВН — восточнонеморальная; березняковая свита: ДБ — древнеберезняковая, СБ — собственно березняковая, ЗБ — западноберезняковая, ВБ — восточноберезняковая, ЮБ — южноберезняковая; таежная свита: ЕАТ — евразиатскотаежная, ЕТ — евротаежная; субксерофильно-дубравная свита — СКД; луговая свита: ЮЛ — южнолуговая; бореальная свита: СБор — собственно бореальная; ольшаниковая свита: ДО — древнеболотно-ольшаниковая.

Флористические области, по Мейзелю (Meusel и др., 1965): СЕ — среднеевропейская флористическая область, ЕА — евразиатская флористичаская область, ЦП — циркумполярная флористическая область, косм. — космополит.

---

[1] Крушина слабительная Зозулиным (1955) отнесена к видам собственно березняковой исторической свиты, что вызвало сомнение у редактора его работы (см. его примечание на стр. 121). Учитывая приуроченность крушины слабительной к Атлантико-сарматской и Балкано-эвксинской провинциям Среднеевропейской флористической зоны (Meusel и др., 1965), а также его тяготение к дубовым лесам класса Quercetea pubescenti-petraeae (Dihoru, Doniţă, 1970), мы относим ее к паннеморальной исторической свите.

ТАБЛИЦА 4

Доминанты травостоя среднерусских лесостепных дубрав, их встречаемость и принадлежность к историческим свитам и флористическим областям

Вид	Встречаемость, %	Историческая свита	Флористическая область
Весенние эфемероиды			
Anemone ranunculoides	70	ПН	СЕ
Corydalis halleri	70	ДН	СЕ
Ficaria verna	70	ЗБ	СЕ
Scilla sibirica	70	СКД	СЕ
Летние травянистые			
Aegopodium podagraria	81	ДБ	ЕА
Stellaria holostea	80	ПН	СЕ
Carex pilosa	71	ДН	СЕ
Asperula odorata	32	ДН	СЕ
Carex contigua	29	ЮБ	ЦП
Poa nemoralis	21	ДБ	ЦП
Dactylis glomerata	18	СБ	ЕА
Convallaria majalis	18	ДН	СЕ
Mercurialis perennis	17	ЕН	СЕ
Urtica dioica	15	ДО	ЦП
Carex rhizina	12	ВБ	ЕА
Poa angustifolia	6	ЮЛ	ЦП
Carex montana	5	ВН	ЕА
Rubus saxatilis	5	ЕАТ	ЦП
Pteridium aquilinum	3	СБор	ЦП косм.
Carex michelii	1	СКД	СЕ

клубне-луковичными растениями, геофитами, по Раункиеру: пролеской *Scilla sibirica*, ветреницей *Anemone ranunculoides*, хохлаткой *Corydalis halleri*, чистяком *Ficaria verna*, гусиными луками *Gagea lutea* и *G. minima*. В настоящее время большинство исследователей придерживается гипотезы, выдвинутой Толмачевым (1958) о третичном автохтонном происхождении весенних эфемероидов дубрав.

В литературе довольно часто речь идет о ранневесеннем аспекте в целом (Кожевников, 1937; Карандина, 1943, и др.), хотя для весенних эфемероидов дубрав характерна смена трех аспектов (пролеска—хохлатка—ветреница), очередность которых обусловлена температурными порогами прорастания и цветения этих видов (Горышина, 1969). При описании весенних синузий исследователи часто подчеркивают однообразие видового состава. Однако по степени своего развития и количественному соотношению видов весенние синузии сильно изменяются в различных типах леса (Митина, 1967). Так как геоботаническое описание и картирование растительности изученных массивов дубрав проводилось нами главным образом в летний период, весенние эфемероиды в большинстве случаев не были зарегистрированы. Тем не менее мы сочли необходимым включить их в анализ видового состава, ибо без них характеристика флоры дубрав была бы неполной.

В дубравах представлена также группа коротковегетирующих растений, занимающая промежуточное положение между весенними и летними растениями. Это гемиэфемероиды, такие как *Dentaria bulbifera* и *Adoxa moschatellina*.

Летом в широколиственных лесах картина становится совершенно иной. Многие типичные неморальные растения приспособились цвести до распускания листьев на деревьях (63 вида, или 21%), они ведут свое происхождение из третичных тургайских лесов (Клеопов, 1941). Неморальная историческая свита, по Зозулину (1955), в травостое дубрав представлена главным образом осокой *Carex pilosa*, звездчаткой *Stellaria* *holostea*, ясменником *Asperula odorata*, реже ландышем *Convallaria majalis*, купеной *Polygonatum multiflorum*, медуницей *Pulmonaria obscura*, копытнем *Asarum europaeum*.

Из видов березняковой исторической свиты (68 видов, или 23%), выходцев из осветленных микротермных мелколиственных лесов (Зозулин, 1955), следует отметить в первую очередь сныть *Aegopodium podagraria* — одного из основных доминантов травостоя дубрав, обладающего мощной корневой системой. Сныть в дубравах южной лесостепи находится на границе своего экологического ареала. Она ведет себя здесь как типичный поликормофит, по Якучу (Jakucs, 1972), конкурируя с типичными неморальными видами и размножаясь исключительно вегетативным путем. Довольно часто из видов березняковой свиты в дубравах встречаются: мятлик *Poa nemoralis*, ежа *Dactylis glomerata*, вероника *Veronica chamaedrys* и др.

Ввиду того, что в прошлом дубравы лесостепи всегда имели контакты с луговыми степями и степными кустарниками, а в настоящее время к тому же сильно нарушены деятельностью человека, во флоре дубрав встречается много заносных видов, принадлежащих к сорно-рудеральной свите (14%), а также к луговой (17%) и ковыльниковой (7%) свитам.

Во флоре лесных ассоциаций Центрально-Черноземного заповедника распределение видов по историческим свитам (Зозулин, 1955) очень сходно с установленным нами для изученных дубрав лесостепи. Основные различия связаны с более высоким процентом в лесах этого заповедника видов луговой свиты и, наоборот, с меньшим процентом видов ковыльниковой свиты, что отражает более северное положение дубрав Курской области по сравнению с дубравами Белгородской и Воронежской областей.

Проблема фитоценотической значимости очень сложна, так как оценка влияния данного вида на другие складывается из множества факторов, находящихся в сложной взаимозависимости, и не поддается точному учету на данном этапе развития фитоценологии, что сильно затрудняет выделение фитоценозов. Термин «фитоценотип» употребляется разными исследователями в неодинаковом объеме. Так, А. А. Ниценко (1965) и Ю. Р. Шеляг-Сосонко (1969) отмечают, что многие авторы понимают фитоценотипы в смысле видовых или региональных, объединяя в них виды растений, сходные по их конкурентной и средообразующей способности, по потенциальной способности занять определенное положение в растительном сообществе в оптимальных для них условиях среды в пределах одной климатической области, что определяется их биологическими свойствами.

В популяционные фитоценотипы большинство геоботаников объединяет популяции видов конкретных сообществ, занимающие в них определенные фитоценотические позиции. При геоботанических исследованиях фитоценотическую значимость видов растений чаще всего оценивают по количественным показателям обилия и постоянства.

Нами выделяются только 2 класса фитоценотической значимости: доминанты (Д) и ассектаторы (А). По постоянству виды подразделяются в этих классах на 3 группы: I — более 70%, II — 10 — 70% и III — менее 10% постоянства в исследованных сообществах дубрав. Причем классы фитоценотической значимости выделяются отдельно среди древесных, кустарниковых и травянистых растений.

Из-за слабой изученности ареалов растений исследованного района мы не смогли проанализировать весь видовой состав дубрав на основе принципов выделения типов ареалов Мейзеля (Meusel, 1943). Поэтому нами здесь проанализированы лишь доминирующие и наиболее константные виды дубрав, ареалы которых рассмотрели также Дихору и Доница в своей сводке (Dihoru, Doniţă, 1970). Именно эти виды играют ведущую роль в сложении всех ярусов дубрав Средней России и определяют их важнейшие особенности (табл. 3 и 4). По Мейзелю (Meusel и др., 1965), район наших исследований расположен на границе двух флористических провинций (Сарматской и Понтической), принадлежащих, ~~соответ~~ственно, двум крупным европейским флористическим областям — Среднеевропейской области умеренно теплой флористической зоны и Понтическо-южносибирской области переходной южной флористической зоны (Submeridional Region) Голарктического флористического царства. Большинство видов, доминирующих в среднерусских лесостепных дубравах, имеет ареалы, расположенные в Среднеевропейской области умеренно теплой флористической зоны. Лишь незначительное число видов дубрав, важнейших в фитоценотическом отношении, имеет более широкие типы ареалов, захватывающие Евразиатскую и Циркумполярную флористические области. Бросается в глаза также явное преобладание видов растений, принадлежащих к неморальной исторической свите (по Зозулину, 1955); виды же березняковой исторической свиты занимают подчиненное место в сложении основных ярусов дубрав (табл. 3 и 4). Такое распределение важнейших видов среднерусских лесостепных дубрав отражает сложную послеледниковую историю формирования флоры и растительности в районе, располагающемся вблизи границы максимального рисского (днепровского) оледенения Восточной Европы; здесь дубравы неоднократно отступали под натиском сосново-березовых лесов «холодной плейстоценовой лесостепи» и бореальных степей Евразии (Крашенинников, 1939; Артюшенко, 1970). Характерно также отсутствие заметного влияния на флору среднерусских дубрав субсредиземноморских и средиземноморских элементов флоры.

Анализ видового состава дубрав по типам ареалов позволил также выявить ряд интересных особенностей. Так, флора дубрав наиболее богата видами с евразиатским типом ареала (128 видов, или 43%). Значительно меньше видов относится к европейскому (18%) и средиземноморско-европейскому (14%) типам ареалов и лишь незначительная часть видов (10%) флоры дубрав имеют голарктический и средиземноморско-евразиатский типы ареалов.

По принадлежности видов дубрав к тому или иному ценоэлементу (учитывая известную условность такого деления) на первом месте, как и следовало ожидать, стоят лесные растения (128, или 43%). Из них 9 видов являются выходцами из темнохвойной тайги, 8 — из сосновых лесов, 75 (25%) — из мелколиственных лесов и лишь 36 видов (12%) относятся к видам широколиственных лесов. Кроме того, из-за сильной нарушенности большинства изученных лесных массивов Центральной лесостепи было встречено много случайных видов: сорных (17%), луговых (19%) и степных (17%). Таким образом, ведущее место в сложении флоры дубрав (по числу видов) играют виды мелколиственных лесов, луговых и степных сообществ. В то же время виды собственно широколиственных лесов занимают весьма скромное место.

Во флоре дубрав растения были изучены по способу перезимовывания почек возобновления (жизненные формы Раункиера). Установлено, что преобладают гемикриптофиты (63%). Фанерофиты представлены 31 видом (10%), из них 16 макрофанерофитов и 15 мезофанерофитов. Заметную долю составляют геофиты (16%), несколько меньше терофитов (9%) и очень мало хамефитов (2%). Такое распределение жизненных форм свидетельствует об определенной приспособленности большинства видов к не очень благоприятным климатическим условиям лесостепи.

Приведенный нами анализ видового состава по типам строения надземных органов показал, что в дубравах преобладают травянистые одноглавые листостебельные многолетние растения (по Серебрякову, 1952, 1962), их 162 вида (54%); меньше деревянистых — 41 вид (13%), включая деревья, кустарники, полукустарники и кустарнички; рыхло- и плотнокустовых растений 30 видов (10%), ползучих 25 (8%). Остальные типы строения надземных органов представлены незначительным количеством видов (1—3%).

Изучение типа строения подземных органов (Голубев, 1962; Серебряков, 1962) показало, что в дубравах много видов с вегетативнонеподвижной корневой системой (мелко- и глубокостержнекорневые и клубнелуковичные), всего их 128 видов (43%), что свидетельствует о большой сложности сообществ дубрав. Вегетативно слабоподвижную корневую систему (массивно- и короткокорневищные, рыхло- и плотнодерновые и кистекорневые) имеют 89 видов (30%) и вегетативноподвижную корневую систему (длиннокорневищные, корнеотпрысковые и ползучие) 83 вида (27%). Доминирует же по массе в травостое дубрав очень незначительная группа видов растений с вегетативноподвижной системой (сныть, осока волосистая).

По характеру фенологического развития в годичном цикле в дубравах хорошо различаются 2 основные группы феноритмотипов растений (по Борисовой, 1972): кратковегетирующие (эфемеры — 1 вид; ранневесенние эфемероиды — 7 видов; гемиэфемероиды — 3 вида) и длительновегетирующие, к которым относятся многолетние древесные и травянистые растения с весенне-летне-осенней вегетацией (138 видов, или 46%) и многолетние летне-осенневегетирующие травянистые растения с поздним началом вегетации (68 видов, или 23%). Заметно также участие длительновегетирующих травянистых одно- и двулетних растений, главным образом сорных (51 вид, или 17%), что объясняется сильной нарушенностью дубрав. Кроме того, незначительным числом видов представлены летневегетирующие многолетние травянистые растения (8 видов, или 3%), многолетние травянистые летнезимнезеленые растения (17 видов, или 6%), летнезимнезеленые многолетники с осенним покоем (4 вида, или 1%) и вечнозеленые многолетники (3 вида, или 1%).

Одной из характерных особенностей фенологического развития является также время цветения растений. Анализ видового состава дубрав позволил выявить большое участие в них видов с раннелетним зацветанием, что связано с бóльшей освещенностью дубрав в этот период (103 вида, или 34%); однако много и летних видов — 146 (49%). Это объясняется большой нарушенностью дубрав и заметным участием в травостое сорных, луговых и степных видов, не свойственных дубравам. По времени зацветания (по данным Антоновой, 1972) было отмечено также 12 ранневесенних видов (4%) и 39 весенних видов (13% .

Был проведен анализ типов размножения. Оказалось, что в дубравах больше всего видов растений с семенным размножением (264 вида, или 88%), хотя доминируют в травостое виды с вегетативным размножением (сныть и осока волосистая).

Учет способов опыления показал, что в дубравах преобладают энтомогамы — 244 вида (82%), хотя значительно участие также видов с анемогамным способом опыления (44 вида, или 15%).

По способу диссеминации (разнос семян) в дубравах преобладают барохоры — 171 вид (57%), реже встречаются анемохоры — 92 вида (31%) и зоохоры (включая энтомохоров) — 30 видов (10%).

Проведенный анализ видового состава позволил выявить, что в дубравах среди цветковых растений господствуют поликарпики (246 видов, или 82%). Монокарпики (50 видов) составляют лишь 17% от всего видового состава изученных участков дубрав; чаще всего это сорные растения.

Флора нагорных дубрав характеризуется большим разнообразием местообитаний, что отражается в ее разнообразии и в строении сообществ. Мы попытались проанализировать все зарегистрированные в сообществах дубрав виды по их отношению к некоторым ведущим экологическим факторам (к увлажнению, богатству и кислотности почв, к свету). Выяснилось, что в дубравах, как и следовало ожидать, более всего представлены мезофиты — 203 вида (68%), а также ксеромезофиты — 57 видов (19%), несколько меньше гигромезофитов и мезоксерофитов — по 16 видов (5%) в каждой группе, и еще меньше эуксерофитов — 10 видов (3%).

По отношению видов к увлажнению почвы (по ступеням Раменского и др., 1956) в дубравах наиболее представлены виды, тяготеющие к средневлажнолуговому или лесному увлажнению — их 130 видов (43%); много также растений сухолугового или увлажнения лесных полян и опушек — 97 видов (32%), реже встречаются виды луговостепного (35 видов, или 12%) и сыролугового увлажнения — 25 видов, или 8%.

По отношению к богатству почвы большинство видов дубрав является мезотрофами (147 видов, или 49%) и эутрофами (108 видов, или 36%), несколько меньше гипертрофов (12%). При анализе видов помимо таблиц Л. Г. Раменского и др. (1956) мы использовали также данные А. П. Петрова (1954а, б). При этом виды относились нами к той или иной ступени увлажнения или богатства почвы, по Л. Г. Раменскому и др. (1956) — по средней величине показателей проективного покрытия.

По отношению к кислотности почвы (pH) выявилось исключительное господство в наших дубравах нейтрофилов (282 вида, или 94%), незначительное количество ацидофилов (15 видов, или 5%) и только очень мало базифилов (1%).

По отношению к свету среди растений дубрав заметно преобладают светолюбивые виды — 210 (70%), хотя много и теневыносливых — 90 видов (30%). Это, возможно, связано с сильной нарушенностью дубрав рубками.

Подведем итог проведенному анализу флоры. Для среднерусских лесостепных дубрав наиболее характерны следующие растения: виды сем. сложноцветных (14%); виды малоконстантные, с константностью менее 10% (86%) и с малыми степенями обилия и проективного покрытия (90%); виды березняковой исторической свиты (23%); с евразиатскими типами ареалов (43%); лесные виды (43%), в основном выходцы из мелколиственных лесов (25%); травянистые растения (90%); гемикриптофиты (63%); одноглавые многостебельные многолетние травянистые растения (54%); виды с вегетативно неподвижной корневой системой (43%); длительновегетирующие, с весенне-летне-осенним типом вегетации (46%); виды с летним цветением (49%), растения с семенным размножением (88%); энтомогамы (82%); барохоры (57%); поликарпики (82%); мезофиты (68%), тяготеющие к средневлажнолуговому или лесному увлажнению (43%); мезотрофы (49%); нейтрофилы (94%); гелиофиты и достаточно светолюбивые (70%).

Общая характеристика всей флоры дубняков будет заметно иной, если рассматривать лишь фитоценотически важные и константные виды дубняков. Прежде всего бросается в глаза резкое преобладание в древостое видов неморальной свиты, и только среди видов травостоя заметна небольшая примесь видов березняковой свиты. Основную фитомассу в дубняках создают виды со среднеевропейским типом ареала, расположенных в пределах Атлантической и Сарматской провинций. Чаще всего это мезофиты, мезотрофы, нейтрофилы и сциофиты. Среди деревьев преобладают виды с семенным размножением, которые могут размножаться вегетативно.

В травостое основную массу обычно составляют геофиты с длинными корневищами, цветущие ранним летом и размножающиеся преимущественно вегетативно.

Все это позволяет, с одной стороны, говорить о флоре дубняков как о типичной для миграционных областей (в понимании Лавренко, 1938). Такой областью и является район среднерусской лесостепи, где на протяжении всего четвертичного периода происходили сложные перемещения различных формаций, происходящих из разных флорогенетических центров (среднеевропейского неморального и алтае-ангарского березнякового). С другой стороны, следует отметить большую устойчивость основного ядра важнейших видов среднерусских дубрав к многократным изменениям климата в плейстоцене и к антропогенным воздействиям последних столетий.

ЛИТЕРАТУРА

Антонова Л. А. (1972). Сезонная и суточная ритмика растений широколиственного леса. Экология, 4. — Артюшенко А. Т. (1970). Растительность лесостепи и степи Украины в четвертичном периоде. — Блюменталь И. Х. (1967). Вопросы классификации растительности. — Борисова И. В. (1972). Сезонная динамика растительного сообщества. Полев. геобот., IV. — Голицын С. В. (1961). Список растений Воронежского государственного заповедника. Тр. Воронежск.гос.

заповедн., X. — Голубев В. Н. (1962). Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Тр. Центр.-Черноземн. заповедн., VII. — Горышина Т. К. (1969). Весенние эфемероиды лесостепных дубрав. — Дохман Г. И., Л. М. Носова. (1965). Анализ флоры степей Центрально-Черноземного заповедника. Тр. Центр.-Черноземн. заповедн., VIII. — Зозулин Г. М. (1955). Взаимоотношения лесной и травянистой растительности Центрально-Черноземного заповедника. Тр. Центр.-Черноземн. заповедн., III. — Зозулин Г. М. (1959). Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров среднерусской лесостепи в связи с формированием растительного покрова. Тр. Центр.-Черноземн. заповедн., V. — Зозулин Г. М. (1970). Анализ лесной растительности степной части бассейна Дона в пределах Ростовской и Волгоградской областей. Автореф. докт. дисс. — Карандина С. Н. (1949). Растительность стационара в липово-дубовом лесу. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 17. — Клеопов Ю. Д. (1941). Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Матер. по истории флоры и растит. СССР, 1. — Кожевников П. П. (1937). Экологический очерк дубовых лесов левобережной лесостепи Украины. Тр. Харьковск. унив. — Крашенинников И. М. (1939). Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией северной Евразии в плейстоцене и голоцене. Сов. бот., 6—7. — Лавренко Е. М. (1938). История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. В кн.: Растительность СССР, 1. — Левицкий С. С. (1957). Список сосудистых растений Центрально-Черноземного государственного заповедника. Тр. Центр.-Черноземн. заповедн., IV. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — Машкин С. И. (1971). Дендрология Центрального Черноземья, 1. — Митина М. Б. (1967). Характеристика синузий ранневесенних эфемероидов в различных типах леса учлесхоза «Лес на Ворскле». Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 50. — Нешатаев Ю. Н. (1967). Опыт крупномасштабного геоботанического картирования лесостепной дубравы «Лес на Ворскле». Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 50. — Нешатаев Ю. Н. (1970). Выборочно-статистический метод в детальном крупномасштабном картировании дубрав. В сб.: Крупномасштабное картографирование растительности. Новосибирск. — Ниценко А. А. (1965). О фитоценотипах. Бот. ж., 50, 6. — Петров А. П. (1954а). Отношение растений травяного покрова дубрав к некоторым факторам плодородия. ДАН СССР, 21, 2. — Петров А. П. (1954б). Отношение к свету и почвенной влаге растений травяного покрова дубрав. ДАН СССР, 21, 1. — Понятовская В. М. (1964). Учет обилия и характер размещения растений в сообществах. Полев. геобот., III. — Раменский Л. Г., И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипин. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. — Сакало Д. И. (1961). Лесостепной ландшафт европейской части СССР и его растительность. Бот. ж., 46, 7. — Самсонова Л. И. (1971). Сосудисто-споровые и цветковые растения учлесхоза «Лес на Ворскле». Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 52. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Толмачев А. И. (1958). О происхождении некоторых основных элементов высокогорных флор северного полушария. Матер. по истории флоры и растит. СССР, III. — Толмачев А. И. (1959). Изучение флоры при геоботанических исследованиях. Полев. геобот., 1. — Толмачев А. И. (1970). О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара. Вестн. ЛГУ, 15. — Флора СССР. (1934—1964), 1—30. — Хитрово В. Н. (1925). Растительность (Орловской губ.). В кн.: Природа Орловского края. — Шеляг-Сосонко Ю. Р. (1969). Проблема фитоценотипов. Бот. ж., 54, 7. — Шеляг-Сосонко Ю. Р. (1971). Фитоценотическая характеристика Quercceta roboris Украины. Докт. дисс., Киев. — Dihoru Gh., N. Doniţă. (1970). Flora si vegetatia Podisului Babadag. — Jakucs P. (1972). Dinamische Verbindung der Wälder und Rasen. — Meusel H. (1943). Vergleichende Arealkunde. I—II. — Meusel H., E. Jäger, E. Wienert. (1965). Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. I, II. — Raunkiear C. (1934). The life forms of plants and statistical plant geography.

Ленинградский
государственный университет.

Получено 25 VI 1973.

SUMMARY

The analysis of species composition was made on the basis of 1300 geobotanical discriptions of sample plots which were taken in the oak forests of Belgorod, Woronezh and Kursk regions. This resulted in registering 300 plant species, from which 269 are grasses, 16 — trees and 15 — shrubs. The 300 species belong to 196 genera and 58 families. Among these species only 36 are noted as dominant in all layers and the most constant. Only 63 species are true nemoral elements. The analysis of species composition has provided important facts for understanding the structure of oak forests and proved the complexity of their formation history and strong breach of oak forests.

УДК 581.9+582.524.4 (575.1)

И. Т. Васильченко и Л. И. Васильева

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ГОРНОГО МАССИВА ХОДЖА-ПИРЪЯХ (ЗАПАДНЫЙ ГИССАР)

I. T. VASSILCZENKO AND L. I. VASSILJEVA. THE BASIC FEATURES OF THE PLANT COVER OF THE MOUNTAIN MASSIF CHODZHA-PIRJAH WESTERN PART (WESTERN HISSAR RANGE)

В работе описаны современное оледенение и растительность наивысшего поднятия Западного (Узбекистанского) Гиссара — пика Ходжа-Пиръях в его западной части. Здесь имеется один относительно крупный ледник — Шульхгазорский и ряд мелких ледничков-снежников. Растительность изучена авторами в полосе 3000—4000 м над ур. м. в 10 основных экостациях. Для изученной территории характерно значительное продвижение вверх субальпийских элементов (видов *Delphinium*, *Aconitum*, *Geranium*, высокостебельных видов *Polygonum* и др.) и большая роль разнотравья. В «чистом» виде альпийская растительность представлена на моренах, альпийских ковровых лужайках и подскальных скоплениях мелкозема.

Двуглавый черный пик Ходжа-Пиръях (рис. 1), увенчивающий одноименный массив, достигает высоты 4424 м над ур. м. и является высшей точкой в системе гор Западного (Узбекистанского) Гиссара.

Массив Ходжа-Пиръях расположен на стыке верховий рек Сангардака, Тупаланга и Кашкадарьи (точнее ее северной ветви — реки Танхаз), в истоках реки Шатрут — правого притока Тупаланга. Таким образом, географически Ходжа-Пиръях находится в бассейне р. Тупаланг. Р. Шатрут имеет широтную дислокацию и течет с запада на восток к Тупалангу. Километрах в 20 выше места ее впадения в Тупаланг она разветвляется: ее левая ветвь уходит на север, а правая — на юг, к ледникам и снежникам Ходжа-Пиръях. Эта южная ветвь Шатрута носит название р. Чормагзо,[1] она ограничивает массив Ходжа-Пиръях с запада. В верховьях Чормагзо, в стороне от всех более или менее известных дорог и троп, близ седловины Шульхгазор («Тысяча щавлей») авторы этой статьи с 1 по 20 VIII 1962 проводили наблюдения над современным оледенением и изучали растительный мир западной части Ходжа-Пиръяха.

Орография изученного нами района весьма своеобразна. С плеча пика Ходжа-Пиръях здесь отходит вначале на запад, а затем на юго-запад оригинальный хребет, сложенный палевыми известняками с отвесными «стенами», обращенными к долине Чормагзо, со сглаженными, почти плоскими вершинами. Стены хребта изъедены карами, а подножие их завалено обломочным материалом, частично скрытым под снегом и льдом, и в своей большей части оттесненным последним от стен. Из этого обломочного материала сформированы моренные грядовые отложения, протянувшиеся параллельно основанию хребта. Этот хребет мы будем называть Шульхгазорским, поскольку окончание его подходит вплотную к Шульхгазорской седловине. С другого плеча пика отходит северо-западный хребет, являющийся местом залегания небольшого ледника («Мустоват»),

---

[1] Чормагзо в переводе с таджикского «Ореховая река». У ее (отмеченного выше) разветвления, возле устья р. Чормагзо, на высоте 2000 м над. ур. м. имеется небольшая рощица ореха.

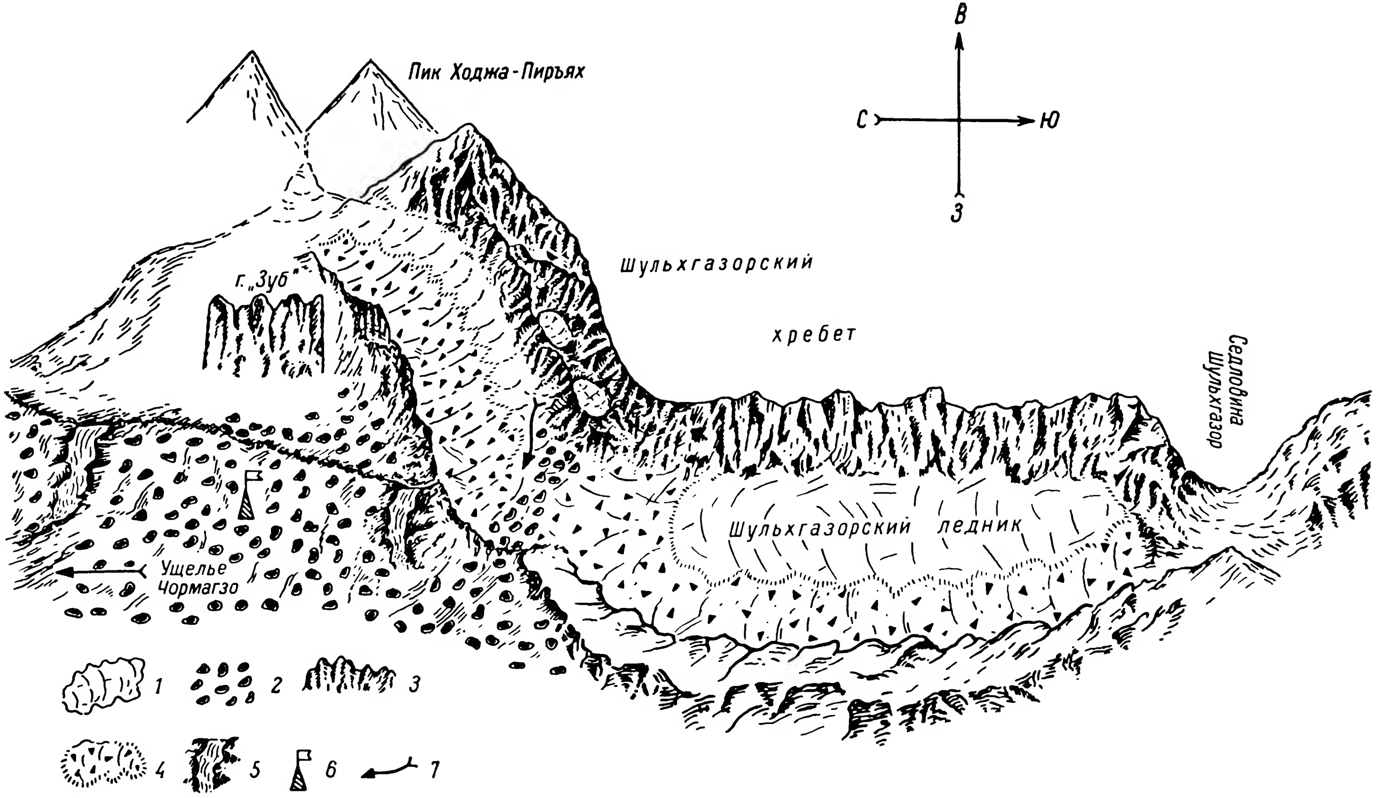


Рис. 1. Геоморфологическое строение западной части горного массива Ходжа-Пиръях.

1 — ледники-снежники; *2* — каменники; *3* — скалы; *4* — морены; *5* — водопады; *6* — база экспедиции; *7* — ущелья.

отмеченного П. П. Чуенко (1937) и дающего начало реке Чормагзо. Этот ледник нами не был обследован. На самом пике вследствие его большой крутизны невозможно накопление сколько-нибудь значительных количеств снега или льда; издали он представляется совершенно черным.

В карах Шульхгазорского хребта, обращенных на север, и в корытообразных долинах, опоясывающих этот хребет с севера и с запада, находятся изученные нами снежники и мелкие ледники. Последние представлены тремя вариантами: 1) каровые леднички, заполняющие днища глубоких каров Шульхгазорского хребта и имеющие почти округлую форму; 2) долинные ледники («туркестанского» типа) и 3) прислоненные (или присклонные) ледники. Все они существуют главным образом за счет лавинного питания.

К числу долинных ледников мы относим наиболее крупный (относительно, конечно) ледник, вытянутый с ССЗ на ЮЮВ и своим южным концом подходящий к седловине Шульхгазор (3850 м). Этот ледник мы будем называть Шульхгазорским. Он имеет в длину около 1 км (при наибольшей ширине около 100 м) и залегает в корытообразной долине, им же разработанной и окаймленной по наружному краю мощной грядовой мореной (рис. 2). Нижний (северный) конец ледника лежит на высоте около 3400 м, южный — на высоте 3700 м. Край ледника, прилегающий к стенам Шульхгазорского хребта, утолщен, здесь располагается основная масса льда. К краю (ближе к морене) ледяной покров становится менее мощным и прорезается довольно сильным и шумным ручьем, несущим свои воды вниз — к северному концу морены, под камни которой вода и уходит в подземный водосток. На Шульхгазорском леднике кое-где можно заметить ледниковые образования: «грибы», «столы» и т. д. Далее, вдоль северного края Шульхгазорского хребта (загибающегося здесь на восток), в карах этого хребта мы находим два небольших, но хорошо отграниченных ледничка, залегающих на высоте около 3400—3500 м над ур. м. Из них первый, западный (мы назовем его ледником Кииков), отграничен от Шульхгазорского ледника довольно мощной осыпью, а от следующего за ним (второго, восточного) ледника (называемого нами ледником Мергена) — выдающимся ребром хребта. Эти леднички приблизительно одинаковы по запасам льда. Общая мощность запасов льда в каждом из них составляет не менее 10 000—15 000 м^3, на переднем крае их наблюдается масса вертикальных трещин.

Далее на восток, по направлению к двухглавому пику Ходжа-Пиръях, тянется длинная полоса снежников, по-видимому, покрывающих маломощные ледовые образования, залегающие у подножия стены Шульхгазорского хребта (рис. 3). Снег образует здесь серию фестонов, обращенных верхушками к морене, окаймляющей этот снежник-ледник (типа прислоненного) на всем его протяжении. Подойдя к подножию пика, Фестончатый снежник-ледник соединяется с Междупиковым ледником (того же типа), расположенным в щели, идущей от седловины между двумя верхушками пика Ходжа-Пиръях вниз.

Как отмечалось выше, Фестончатый ледник и сопровождающие его снежники окаймлены довольно высокой грядообразной мореной, которая у восточного ее края (подходящего к Междупиковому леднику) разветвляется: одна ветвь ее заворачивает к северу и сливается с каменистыми осыпями близлежащей горы, а вторая ветвь идет в восточном направлении и заканчивается против Междупикового ледника, вблизи него. Эта морена на западе сливается с моренами ледников Кииков и Мергена в общую гряду, подпруживающую все эти три ледника. Сток воды здесь мал, так как она уходит под камни и лишь в одном месте имеется небольшой ручей, ниже также уходящий под камни.

Таким образом, все ледники и приледниковые снежники западной части системы Ходжа-Пиръяха подпружены моренами и не имеют открытого водостока. Воды этих ледников и снежников уходят под каменные валы морен — в основном в два указанных выше ручья. Эти воды (или какая-то часть их) выходят среди ниже расположенных скал, образуя здесь довольно мощный водопад, названный нами Пульсирующим. Дело в том, что этот водопад угасает ночью и вновь возобновляется с восходом

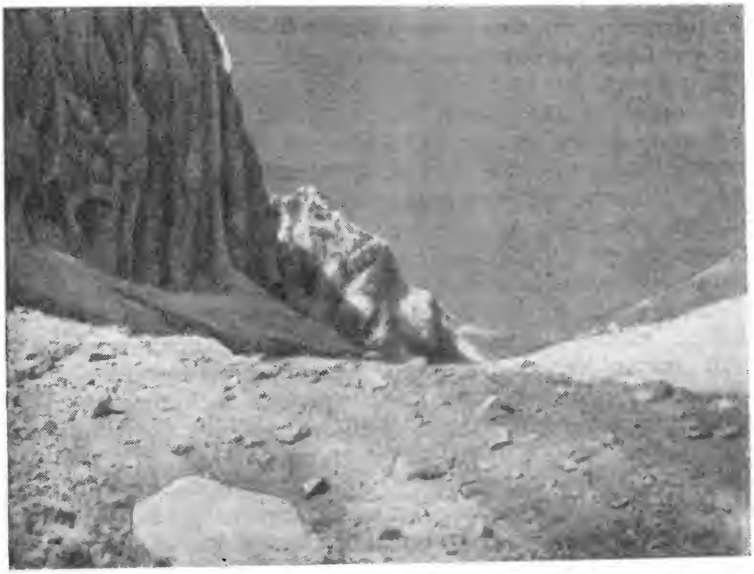


Рис. 2. Конечная морена Шульхгазорского ледника.
Слева — стена Шульхгазорского хребта.

солнца, что подтверждает его тесную связь с таянием ледников и приледниковых снежников. Пульсирующий водопад дает начало хорошему ручью (небольшой речке), которая, однако, на расстоянии около 50 м от водопада теряется в камнях. Ниже эти воды местами подходят близко к поверхности, обусловливая формирование мокрых зеленых лужаек с мезогидрофильным травостоем. В 500 м ниже Пульсирующего водопада из скал правого борта ущелья пробивается струя водопада, названного нами

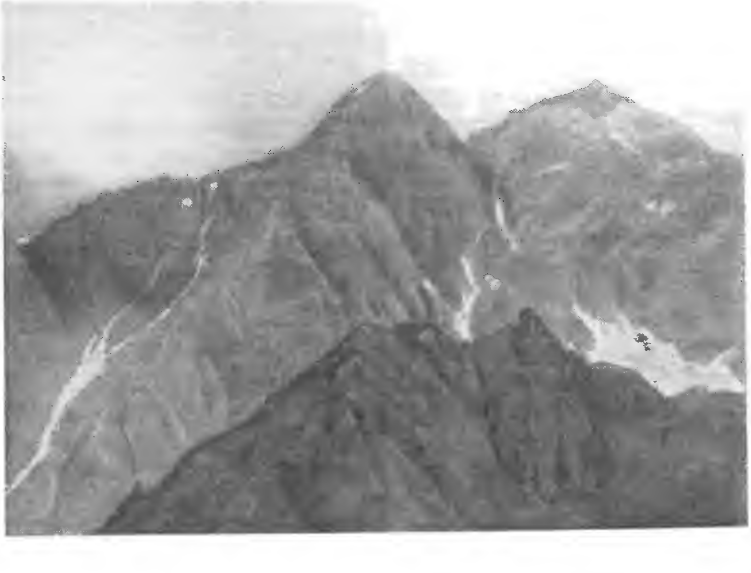


Рис. 3. Общий вид пика Ходжа-Пиръях.

Аконитовым (так как здесь обилен *Aconitum talassicum*). В конечном счете подземные воды вливаются в р. Чормагзо.

К изложенному выше прибавим, что на описанной нами местности (верховья р. Чормагзо), по-видимому, выпадает весьма значительное количество осадков. Пастухи, находящиеся со стадами овец на летних пастбищах в районе верховий Чормагзо, стремятся уйти вниз — в долину р. Чош к 20 августа. По их наблюдениям, с этого времени погода здесь уже становится «ненадежной», начинаются дожди и снегопады. И, действительно, в день нашего ухода из Чормагзо в долину Чоша 20 VIII 1962 в верховьях Чормагзо выпал снег, который на седловине Шульхгазор достиг, быть может, значительной толщины. Повышенное количество осадков здесь объясняется, помимо значительной высоты, характером рельефа: верхняя часть ущелья Чормагзо с юга и востока закрыта высокими отрогами Ходжа-Пиръяха и Шульхгазорского хребта и открыта на север, а в известной мере и на запад.

Таковы те данные, которые мы собрали на снежниках и ледниках в западной части Ходжа-Пиръяха. Отметим, что район пика Ходжа-Пиръях является одним из немногих убежищ на Западном Гиссаре, где еще сохранились козероги, или киики (Capra sibirica), улары (Tetraogalus himalayensis) и некоторые другие представители животного мира западно-гиссарских альп, уничтожаемые браконьерами и пастухами. Необходимо принять срочные меры к охране этого реликтового очага местной фауны.

Перейдем к рассмотрению основных черт растительного мира изученной нами западной части массива Ходжа-Пиръях. Следует отметить, что этот массив никем из ботаников не посещался и оставался до наших исследований «белым пятном» в ботаническом отношении. Растительный покров и слагающая его флора являются весьма неоднородными в изученной нами части Ходжа-Пиръяха, они дифференцируются в соответствии с рельефом и пестротой экологических ниш. Данные о растительном покрове представлены в таблицах. В целях сокращения объема статьи мы приводим в таблицах неполные списки видов, обнаруженных нами на описанных площадках. Все описания растительности производились нами по обычному в геоботанических исследованиях методу на площадках размером около 100 м^2 (10×10 м).

Основными эколого-фитоценотическими стациями изученной нами территории являются следующие.

1. **Каменистые склоны западных и северных экспозиций.** Такие склоны довольно хорошо представлены в районе исследований. Растительный покров здесь, как правило, разрежен, низок и сформирован преимущественно обедненными злаково-разнотравными ассоциациями с господством *Festuca alaica*,[1] а из двудольных — бледноцветкового *Aconitum seravschanicum* и вездесущего в нашем районе *Oxytropis savellanica*.

Описания растительности каменистых склонов западных и северных экспозиций (табл. 1).

№ 26.[2] СЗ склон 30° вблизи Пульсирующего водопада, мелкозем среди камней, высота 3100 м над ур. м., ассоциация Festuca alaica+Aconitum seravschanicum+Oxytropis savellanica, 2 VIII 1962; № 29. ЗСЗ склон вблизи площадки № 26, мелкозем среди камней, 3000 м, общее покрытие около 60%, ассоциация Festuca alaica+Oxytropis savellanica, 3 VIII 1962; № 30. СЗ склон к ВСВ от базы экспедиции, каменистая ложбина с участками мелкозема, 3000 м, ассоциация Geranium charlesii+Ranunculus rufosepalus, 3 VIII 1962; № 36. ССЗ суховатый глинисто-каменистый склон 25—30°, к В от базы экспедиции, 3050 м, ассоциация Festuca alaica+Isopyrum anemonoides+Oxytropis savellanica, 3 VIII 1962; № 46. Выше площадки № 36 на том же глинисто-каменистом склоне, 3200 м, ассоциация Festuca alaica+Lagotis korolkovii+Oxytropis savellanica,

---

[1] Все названия растений даны нами по «Флоре СССР» и «Флоре Узбекистана».

[2] Цифры обозначают номера наших полевых описаний растительности (см. таблицы).

ТАБЛИЦА 1

Растительность склонов западных и северных экспозиций

Виды	Номера описаний						
	26	29	30	36	46	56	60
Aconitum seravschanicum .	cop₁	—	—	sp₁	—	—	—
Delphinium oreophilum . .		sol			sol — sp₁	sp₃—cop₁	
Festuca alaica	cop₁	cop₁	sp₁	cop₁	cop₁		
Geranium charlesii	sol₁—sp, gr	sp₁gr	cop₁			cop₁	
Isopyrum anemonoides . .		sp₁gr		cop₁			
Lagotis korolkovii					cop₁		
Oxytropis savellanica . . .	cop₁	cop₁	sp₁gr	cop₁gr	cop₁		
Polygonum hissaricum . .							sp₃
P. seravschanicum	sol		sp₁	sol		cop₁	
Ranunculus rufosepalus . .		sol	cop₁	sol — sp₁			cop₁
Phlomis canescens							sol gr
Arenaria griffithii	sol						
Astragalus indurescens . .							
A. subscaposus		sol—sp₁			sol — sp₁		
Bromus turkestanicus . . .		sol			sol		
Cousinia franchetii		sp₁		sol		sp₁	
Draba melanopus			sol				sol
Ephedra equisetina							
Gagea leucantha				sp₁gr			
Ligusticum fedtschenkoanum			sp₁	sp₁gr			
Lindelofia tschimganica . .						sol — sp₁	
Papaver involucratum . . .		sol					
Pedicularis krylovii							sol
Poa bucharica						sp₁	
P. hissarica		sp₁		sol gr		sp₁gr	
Polygonum biaristatum . .	sp₁gr				sol gr		
Potentilla desertorum . . .	sol						
Stilphophleum laguroides .			sol				
Taraxacum vassilczenkoi .	sp₁				sol sp₁	sol—sp₁	

8 VIII 1962; № 56. С глинисто-каменистый склон к СЗ от базы экспедиции, 3300—3400 м, общее покрытие 70%, ассоциация Polygonum seravschanicum+Geranium charlesii+Delphinium oreophilum, 10 VIII 1962; № 60. Здесь же, немного в сторону от площадки № 56, общее покрытие 50%, ассоциация Phlomis canescens+Polygonum hissaricum, 11 VIII 1962.

2. **Каменистые хорошо освещенные склоны восточных и южных экспозиций.** Эти склоны также довольно хорошо представлены на изученной нами территории. Они несут довольно характерный явно ксерофилизованный покров, в котором из злаков преобладают *Piptatherum sogdianum*, *Poa relaxa*, *Bromus turkestanicus* и усиливается роль разнотравья за счет таких видов, как *Cousinia franchetii*, *Delphinium oreophilum*, *Cicer macracanthum*, *Euphorbia cyrtophylla*, *Astragalus lasiosemius*, *Nepeta podostachys* и др. Следует отметить возрастание численности видов в растительном покрове восточных и южных склонов, по сравнению со склонами северных и западных экспозиций.

Описания растительности хорошо освещенных склонов восточных и южных экспозиций (табл. 2).

№ 50. Ю каменисто-глинистый склон 30—40° к ВЮВ от базы экспедиции, 3500—3600 м; общее покрытие 50%, ассоциация Piptatherum sogdianum+Cousinia franchetii, 8 VIII 1962; № 51. Здесь же в 200 м ниже Шульхгазорского ледника, общее покрытие 30—40%, ассоциация Cousinia franchetii+Gagea dshungarica+Delphinium oreophilum, 8 VIII 1962; № 52. В каменистый склон в 200 м к СЗ от базы экспедиции, 3100 м, ассоциация Polygonum seravschanicum+Euphorbia cyrtophylla+Poa relaxa, 10 VIII 1962; № 57. В склон близ площадки № 52, но более ксерофилизованный, ассоциация Poa relaxa+Polygonum hissaricum+Nepeta podostachys,

ТАБЛИЦА 2

Растительность хорошо освещенных склонов (южных и восточных экспозиций)

Виды	Номера описаний							
	50	51	52	57	62	63	66	68
Astragalus lasiosemius					sol—sp_1	sol gr	sp gr	sp_1 gr
Cicer macracanthum					sp_2			
Cousinia franchetii	sp_2gr	cop_1		sol	sp_1—sp_2	sp_1	sol — sp_1	sp_1
Delphinium oreophilum		sol — sp_1	sol gr			sp_1	sp_1 gr	
Euphorbia cyrtophylla			sp_1 gr			sol—sp_1	cop_1	
Gagea dshungarica		sp_3 — cop_1				sp_3		
Nepeta podostachys				sp_3		sp_3	sp_1	sol—sp_1
Rheum maximoviczii					sol—sp_1	sp_1 gr		sp_2 gr
Piptatherum sogdianum	cop_1							
Poa relaxa			sp_1 gr	sol — sp_1	sol	sp_1 gr		sp_3—cop_1
Polygonum hissaricum				cop_1				
P. seravschanicum			sp_3 — cop_1		sol	sp_3	sol	sol
Phlomis canescens						cop_1	sol — sp_1	
Allium polyphyllum			sol					sol
Aquilegia lactiflora				sol				
Angelica ternata					sol			
Artemisia persica		sol gr			sol gr	sol gr		
A. dracunculus				sol			un gr	
Asperula scabrella			sol					
Astragalus chionanthus								sol
A. subscaposus							sol — sp_1	
Athamanta macrophylla					sol			
Bromus turkestanicus							sol — sp_1	
Cerasus amygdaliflora				sol gr				
Eremostachys baissunensis				sol				sol
Erigeron leucophyllus								
Euphorbia seravschanica					sol—sp			
Ligularia thompsonii		sol						
Lindelofia tschimganica					sol			
Oxytropis savellanica	sp_1 gr							
Pedicularis krylovii			sol					
Poa bucharica						sp_1 gr	sp_1 gr	
Polygonum biaristatum	sol gr						sol gr	
Potentilla soongorica					sol—sp	sp_1 gr		
P. desertorum					sol	sp_1 gr		
Prangos cylindrocarpa			sol					
Rosa hissarica			sol					
Scrophularia turcomanica		sol					sol — sp_1	
Silene guntensis			sol					
S. wallichiana			sol					
Taraxacum vassilczenkoi							sol	

10 VIII 1962; № 62. ВЮВ каменистый склон близ базы экспедиции, 3500 м, общее покрытие 30%, ассоциация Cousinia franchetii+Cicer macracanthum, 12 VIII 1962; № 63. В 50 м от площадки № 62 на том же склоне, ассоциация Polygonum seravschanicum+Poa relaxa+Nepeta podostachys, 12 VIII 1962; № 66. ЮВ каменистый склон 40°, в 1/2 км к СЗ от базы экспедиции, 3200 м, ассоциация Euphorbia cyrtophylla+Astragalus lasiosemius+Delphinium oreophilum, 14 VIII 1962; № 68. В каменистый склон в 1 км ниже седловины Шульхгазор, 3600 м, ассоциапия Poa relaxa+Cousinia franchetii, 14 VIII 1962.

3. **Каменистые россыпи (каменники).** Каменники являются довольно характерным элементом рельефа массива Ходжа-Пиръях. Они расположены на слабо покатых (или даже ровных) участках и покрыты мелкими обломками скал и камнями вследствие осыпей и сбросов с соседних склонов. Между обломками скал и камнями нередко имеются маломощные скопления мелкозема. Постоянный подток воды за счет таяния выше расположенных снежников и ледничков обеспечивает хорошее, а местами даже избыточное увлажнение каменников. Характеристика растительного покрова каменников приведена в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Растительность каменистых россыпей
(на слабо наклоненном на ССВ конусе выноса)

Виды	Номера описаний		
	18	19	27
Bromus turkestanicus	sp$_2$ gr	sp$_1$	cop$_1$
Delphinium oreophilum	sp$_3$	cop$_1$ gr	sp$_1$
Euphorbia cyrtophylla	cop$_1$	cop$_1$	sp$_2$
Stilpnophleum laguroides			cop$_1$ gr
Aconitum seravschanicum			sol—sp$_1$
Alopecurus seravschanicus	sp$_1$—sol		
Astragalus subscaposus		sol	
Bupleurum linearifolium	sp$_1$ gr		sol sp$_1$
Erigeron seravschanicus	sol	sol	
Festuca alaica			sp$_1$ gr
Geranium charlesii			sol
Lindelofia tschimganica	sol—sp$_1$		
Oxyria elatior	sol	sol	
Poa relaxa			sp$_1$ gr
Polygonum cognatum	sol		
Taraxacum vassilczenkoi	sp$_1$	sp$_1$	
T. minutilobum		sol	sol—sp$_1$

Описания растительности каменистых россыпей на слабо наклоненном на ССВ конусе выноса (табл. 3).

№ 18. Каменистые россыпи возле базы экспедиции с мелкоземом между камнями, со слабым уклоном на ССВ, 3100 м, общее покрытие 50%, ассоциация Euphorbia cyrtophylla+Delphinium oreophilum+Bromus turkestanicus, 1 VIII 1962; № 19. Здесь же, на 50 м выше площадки № 12, слабый наклон на ССЗ, ассоциация Euphorbia cyrtophylla+Bromus turkestanicus+Delphinium oreophilum, 1 VIII 1972; № 27. Здесь же, в 200—250 м к ВСВ от базы экспедиции, 3050 м, ассоциация Euphorbia cyrtophylla+Bromus turkestanicus+Stilpnophleum laguroides.

4. **Мелкие боковые саи (третичные по отношению к главному ущелью Чормагзо)**, обращенные на СЗ и С, с развитым почвенным покровом из наносного мелкозема. В нижних частях саев, открытых на СЗ и С, при обилии принесенного сверху мелкозема развиваются роскошные высокотравные красочные луга субальпийского характера (травостой здесь достигает почти до пояса). Растительный покров образован высокостебельными злаками (главным образом *Roegneria curvata*, *Alopecurus seravschanicus*, *Poa relaxa*), а также пышным разнотравьем, находившемся в период обследования в цветущем состоянии. Среди разнотравья в особенности выделились крупные представители *Polygonum* (*P. seravschanicum*, менее часто *P. hissaricum*), *Delphinium oreophilum*, *Phlomis canescens*, виды *Geranium* и ряд других.

Описания растительности злаково-разнотравных субальпийских лугов в саях (табл. 4).

№ 55. Сай в 1 км к СВ от базы экспедиции, открытый на С, 3200 м, ассоциация Polygonum seravschanicum+Delphinium oreophilum+Alope-

ТАБЛИЦА 4

Субальпийские злаково-разнотравные луга в саях

Виды	Номера описаний	
	55	56
Alopecurus seravschanicus	cop_1 gr	
Delphinium oreophilum	cop_1	sp gr
Polygonum seravschanicum	cop_1 gr	cop_1 gr
Geranium charlesii	sp_1 gr	cop_1
Poa relaxa	sp_2 gr	sp_3
Cousinia franchetii	sol gr	sp_1
Ligularia thompsonii	sol gr	
Lindelofia tschimganica		sol
Phlomis canescens	sol gr	
Polygonum hissaricum	sol gr	
Prangos pabularia	sol	
Roegneria curvata	sp_1 gr	
Rumex paulsenianus	sp_1 gr	
Taraxacum minutilobum	sol sp_1	

curus seravschanicus, 10 VIII 1962; № 56. Здесь же, 3300 м, ассоциация Polygonum seravschanicum+Poa relaxa+Geranium charlesii.

5. **Влажные прискальные («карнизные») луга.** В некоторых местах на узких скалистых террасах скал («карнизах») и под ними имеются довольно значительные скопления мелкозема и сформированные черноземовидные почвы. Эти участки обильно, а подчас даже избыточно увлажняемые водопадами и водотоками, находящимися возле них, резко выделяются пышной красочной растительностью мезогидрофильного характера. Из однодольных здесь обычны *Alopecurus seravschanicus*, *Poa lipskyi*, *Carex orbicularis* ssp. *hissarodarvasica*, виды *Allium* и даже папоротники (*Cystopteris fragilis*). Двудольные представлены серией высокостебельных видов, например *Polygonum seravschanicum*, *Angelica ternata*, *Aconitum talasscium*, *Swertia grandiflora* и др. Некоторые описания этих лугов сделаны нами вблизи Аконитового водопада в 500 м к СВ от базы экспедиции.

Описания растительности влажных прискальных («карнизных») лугов (табл. 5).

№ 31. СЗ крутой каменистый склон 40—45°, 3000 м, ассоциация Aconitum talassicum+Angelica ternata, 3 VIII 1962; № 32. Здесь же, скальный карниз с наносным мелкоземом, ассоциация Allium fedtschenkoanum, 3 VIII 1962; № 33. Немного выше площадки № 32, крутой СЗ склон 45—50°, ассоциация Ligularia thompsonii+Angelica ternata+Gagea dshungarica, 18 VIII 1962; № 71. Скальный карниз близ Аконитового водопада, открыт на СЗ, слабо наклоненный, 3000 м, ассоциация Poa lipskyi+Angelica ternata, 18 VIII 1962; № 72. Здесь же, в 10—15 м на ССВ, ассоциация Poa lipskyi+Geranium charlesii. Во всех случаях общее покрытие колебалось около 100%, а травостой достигал 1 м высоты.

6. **Альпийские ковровые лужайки.** Эти лужайки, заполненные ярко цветущими растениями, хорошо выражены на обильно увлажняемых, более или менее ровных или слабо покатых участках с поверхностным задернованным слоем мелкозема, пронизанным корнями и подостланным скоплениями камней. В зависимости от характера цветения того или иного вида, доминирующего на лужайке (или на части ее), она уже издали бросается в глаза, имея вид то ярко-малинового ковра (при обилии цветущего *Oxytropis savellanica*), то бело-розового (*Chorispora elegans*) или голубого (*Lagotis korolkovii*), а чаще желтого (*Ranunculus rufosepalus*, *Potentilla desertorum*, виды *Taraxacum*). В особенности оригинальны ковровые пятна из *Oxytropis savellanica*, малиновые цветки этого растения испускают дивный аромат, хорошо ощущаемый даже издали.

ТАБЛИЦА 5

Растительность влажных прискальных (карнизных) лугов

Виды	Номера описаний				
	31	32	33	71	72
Aconitum talassicum	cop$_1$				
Allium fedtschenkoanum	—	cop$_1$	—	sol—sp$_1$	
Angelica ternata	cop$_1$	sol	sp$_3$—cop$_1$	sp$_2$ gr	
Gagea dshungarica	sp$_3$	sol gr	cop$_1$	—	
Geranium charlesii				sol—sp$_1$	cop$_1$ gr
Ligularia thompsonii	sol		cop$_1$		sol
Poa lipskyi			sp$_1$ gr	cop$_1$	sp$_1$
Aconitum seravschanicum			sp$_1$	sp$_1$	
Alopecurus seravschanicus	sol—sp$_1$		sp gr		
Astragalus subscaposus					sp$_1$ rg
Bromus turkestanicus					sp$_2$
Cousinia franchetii					sol
Cystopteris fragilis	sp$_1$ gr		sp$_1$ gr		
Delphinium oreophilum			sol gr	sp$_1$	sp$_1$
Nepeta grandiflora					sol
Phlomis canescens			sol gr		sol
Potentilla desertorum	sol		sp$_1$ gr		
Polygonum hissaricum	sol				sol—sp$_1$
Ranunculus rufosepalus		sp$_1$ gr	sol—sp$_1$		
Roegneria curvata					sol
Rhodiola semenovii	sol	sol	sol	sp$_1$ gr	
Taraxacum brevirostre			sol—sp$_1$	sol—sp$_1$	
Tussilago farfara		sol			

Эти ковровые лужайки представляют известную аналогию с лужайками, описанными Ан. А. Федоровым (1942, 1950), А. И. Толмачевым (1948), А. Я. Бутковым (1961), А. Г. Еленевским (1964), А. А. Харадзе (1965), С. Г. Нариняном (1967).

Описания растительности альпийских ковровых лужаек (табл. 6). № 23. С склон 25—30° в 15 м к З от площадки № 22, россыпи камня с мелкоземом, общее покрытие 90—95%, ассоциация Oxytropis savellanica+Ranunculus rufosepalus, 2 VIII 1962; № 24. Здесь же в небольшом понижении, ассоциация Potentilla desertorum+Oxytropis savellanica, 2 VIII 1962; № 38. Близ Пульсирующего водопада на глинисто-каменистой хорошо увлажняемой площадке, 3100 м, ассоциация Lagotis korolkovii+Gagea dshungarica, 4 VIII 1961.

Весьма интересны пятна растительности, сильно и постоянно увлажняемые водою, просачивающейся через основание выше расположенных морен. Одно из таких пятен было осмотрено нами 2 VIII 1962; оно распо-

ТАБЛИЦА 6

Растительность альпийских ковровых лужаек

Виды	Номера описаний		
	23	24	38
Oxytropis savellanica	cop$_1$	cop$_1$ gr	sp gr
Ranunculus rufosepalus	cop$_1$	sp$_1$ gr	sol gr
Lagotis korolkovii	sol sp$_1$	sp$_1$ gr	cop$_1$
Potentilla desertorum	sp$_1$ gr	cop$_1$	
Gagea dshungarica	sol sp$_1$		sp$_2$
G. leucantha		sp gr	sol
Chorispora elegans		sol sp$_1$ gr	sp$_1$ gr
Arenaria rotundifolia	sol gr		
Polygonum biaristatum			sol gr
Taraxacum brevirostre			sol gr

ложено в начале Пульсирующего водопада и выделяется уже издали своей свежей зеленью, состоящей из злаков, осок и мезогидрофильного разнотравья. Из однодольных здесь господствуют *Alopecurus seravschanicus*, *Carex orbicularis*, *Poa hissarica*. На фоне их возвышаются пышно развитые особи *Angelica ternata*, *Phlomis canescens*, *Polygonum seravschanicum* и некоторые другие виды. В виде отдельных вкраплений отмечены и некоторые представители флоры ковровых лужаек (*Ranunculus rufosepalus*, виды *Gagea* и др.).

7. **Ледниковые морены.** Они особенно хорошо выражены на западном и северном бортах Шульхгазорского ледника и меньше вблизи мелких каровых ледничков.

Описания растительности морен (табл. 7).

ТАБЛИЦА 7

Растительность морен

Виды	Номера описаний				
	42	43	44	45	47
Cousinia macilenta	cop$_1$				
Festuca alaica	sp$_3$—cop$_1$				
Oxyria elatior		cop$_1$ gr			sp$_1$ gr
Oxytropis savellanica	cop$_1$	sol gr	sol gt		
Kobresia persica		cop$_1$ gr			
Arenaria griffithii				sol	
Carex decaulescens		sol gr	sol gr		
Chorispora elegans					sol
Didymophysa fedtschenkoana			sp$_1$	sp$_1$	sol—sp$_1$
Draba melanopus				sol	
Erigeron petroikates			sol—sp$_1$		
Lagotis korolkovii			sol gr		
Lophanthus subnivalis				sol	
Polygonum biaristatum			sp$_1$ gr	sol gr	
P. seravschanicum				sol	
Potentilla desertorum			sol		
Taraxacum vassilczenkoi	sol gr	sol	sol		

№ 42, С склон морены Шульхгазорского ледника, 3400 м, общее покрытие 50%, ассоциация Cousinia macilenta+Oxytropis savellanica+ +Festuca alaica, 6 VIII 1962; № 43. Там же, в 50 м к западу от площадки № 42, 3400 м, общее покрытие 30%, ассоциация Oxyria elatior+Festuca alaica, 6 VIII 1962; № 44. На гребне морен Шульхгазорского ледника, 3450 м, общее покрытие 25%, ассоциация Didymophysa fedtschenkoana+ +Polygonum biaristatum, 6 VIII 1962; № 45. В 50 м к западу от площадки № 44, 3500 м, ассоциация Didymophysa fedtschenkoana, 7 VIII 1962; № 47. На гребне Шульхгазорского ледника, 3700 м, ассоциация Didymophysa fedtschenkoana+Oxyria elatior.

8. **Подскальные скопления мелкозема.** Под нависающими скалами нередко можно встретить карнизы, пещеровидные ниши, сплошь засыпанные мелкозернистой массой — продуктами разрушения скал. Эти места обычно довольно хорошо увлажняются (главным образом за счет влаги, просачивающейся с верхних частей скал) и выделяются своей весьма характерной растительностью. Здесь в массах встречаются прежде всего гусиные луки (чаще всего *Gagea leucantha* и *G. dshungarica*), нередко возникает впечатление засеянных ими «грядок». Здесь присутствуют и такие виды, как *Oxyria elatior*, *Paraquilegia grandiflora*, *Ranunculus rufosepalus*. Реже встречаются *Festuca alaica*, *Potentilla desertorum*, *Delphinium oreophilum* и некоторые другие виды.

9. **Отвесные или почти отвесные скалы «стены»** . Эти стены, прекрасно выраженные на хр. Белауты, слабо представлены в массиве Ходжа-Пиръях вследствие иной орографии местности (Васильченко и Васильева, 1969). В трещинах скал нами чаще всего отмечались такие виды, как

Silene samarkandensis и *S. guntensis*, *Mertensia dshagastanica*, *Valeriana fedtschenkoi*, *Paraquilegia anemonoides*, *Sergia regelii* и некоторые другие. Наиболее интересной находкой среди петрофитов Ходжа-Пиръяха оказалась *Ribes malvifolium*, о чем Л. И. Васильева (1971) сделала специальное сообщение. К видам, перечисленным выше, следует прибавить арчу — *Juniperus seravschanica*, которая произрастает на хорошо освещенных скалах даже на высоте 3400—3500 м в виде стланцевых форм. Здесь же было немало сухих экземпляров арчи.

10. **Русла пересыхающих саев («сухие саи»).** Эти русла представляют собою каменные ложбинки, обычно более или менее отполированные водными потоками. В трещинах этих ложбинок и по их каменистым бортам со скудными наносами мелкозема чаще всего приходилось встречать такие виды, как *Oxyria elatior*, подушки *Oxytropis savellanica* и некоторые другие растения, очевидно, особенно устойчивые к воздействию быстро текущих вод.

ЛИТЕРАТУРА

Бутков А. Я. (1961). Высокогорная растительность Западного Тяньшаня и ее хозяйственное значение. В кн.: Очерки по географии растительного покрова УзССР. — Васильева Л. И. (1966). О новых и редких видах Западного Гиссара. Новости систематики высш. раст. — Васильева Л. И. (1971). Заметка о *Ribes malvifolium* A. Pojark. Новости систематики высш. раст., 8. — Васильченко И. Т. и Л. И. Васильева. (1969). Альпийская растительность центральных хребтов Западного Гиссара. Бот. ж., 54, 1. — Еленевский А. Г.(1964). К проблеме происхождения альпийской флоры Малого Кавказа.Бюлл. МОИП, отд. биол., 69, 6. — Колесник С. В. (1936). Геологические наблюдения в бассейнах Аксу и Тупаланга. Тр. Тадж.-Памирск. экспед., 11. — Мушкетов И. В. (1926). Физическая география. — Наливкин Д. И. (1925). Очерк геологии Туркестана. — Наринян С. Г. (1967). Альпийские ковры Армении. — Толмачев А. И. (1948). Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария. Бот. ж., 33, 2. — Тушинский Г. К. (1963). Ледники, снежники, лавины Советского Союза. — Федоров Ан. А. (1942). Альпийские ковры Кавказа и их происхождение. Изв. Арм. ФАН СССР, 9—10. — Федоров Ан. А. (1950). История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы. Матер. по четвертичн. периоду, 3. — Харадзе А. Л. (1965). О субальпийском поясе Большого Кавказа. Заметки по системат. и геогр. раст. АН ГрузССР, 25. — Чуенко П. П. (1937). Юго-западные отроги Гиссарского хребта. В кн.: Геология Узбекской ССР, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 11 VI 1973.

SUMMARY

This work characterizes contemporary glaciation and vegetation of the highest summit of the Western (Uzbekistan) Hissar range — the Chodzha-Pirjah peak (in its western part). One relatively large Shulkhasor glacier and a number of small snow-glaciers are situated here. The vegetation has been studied on a strip of land of 3000—4000 m in 10 main ecostations. The vegetation of investigated territory is characterized by considerable upward advancement of subalpine elements (*Delphinium*, *Aconitum*, *Geranium* ssp., tallstem species of *Polygonum* etc.) and by great copiousness of mixed herbage. In its «pure» composition the alpine vegetation is represented only on morains, alpine-carpet lawns and on under-rock accumulations of fine soil.

ТОМ 59 *БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ* *1974, № 3*

УДК 632.935.45 : 581.45 [581.4+581.

В. Н. Савин и Т. К. Кашина

ДЕЙСТВИЕ ОДНОКРАТНОГО ГАММА-ОБЛУЧЕНИЯ ЦЕЛОГО РАСТЕНИЯ НА ЛИСТЬЯ РАЗНЫХ ЯРУСОВ

V. N. SAVIN AND T. K. KASHINA. THE EFFECT OF ACUTE GAMMA-IRRADIATION OF A WHOLE PLANT ON LEAVES OF DIFFERENT LEVELS

Рассматривается зависимость радиочувствительности листа *Perilla ocymoides* L. от степени его сформированности к моменту облучения, для чего используется метод поярусного анализа. О радиочувствительности судили по отклонениям от контроля размеров, формы, окраски и анатомического строения листовых пластинок. Показано, что радиочувствительность листа тем больше, чем менее он дифференцирован к моменту облучения. Возникающие нарушения являются результатами как непосредственного радиационного повреждения клеток, так и нарушения коррелятивных связей в облученном растении.

Одним из необходимых этапов выяснения механизма действия радиации на целостный многоклеточный организм является изучение реакции на облучение его тканей и органов.

В отличие от апикальной меристемы, всегда находящейся в ювенильном состоянии, лист — орган с ограниченным ростом, поэтому его реакция на облучение должна зависеть от степени сформированности.

Для изучения этого вопроса удобен метод поярусного анализа, поскольку у растений, не закончивших рост, поярусные изменения листьев по существу повторяют их онтогенетические изменения.

Объектом изучения была перилла масличная — *Perilla ocymoides* L. (сем. *Labiatae*) сорта Новинка.

В работе за критерий радиочувствительности принято наличие отклонений от контроля в морфологии листа: его размеров, формы, окраски и анатомического строения листовой пластинки.

Методика исследования

Опыты проводили в камерах с лампами ДРЛ при постоянном освещении, что обусловливало непрерывный рост растений. Для исследований брали вегетирующие растения периллы высотой около 15 см с 12—13 парами супротивных листьев, из которых листья первых четырех ярусов уже закончили рост, у листьев 8 яруса только что началось внепочечное развитие, а зачатки листьев 9—13 ярусов еще находились внутри верхушечных почек.

Растения в этом состоянии облучали в γ-установке АФИ типа ГУБЭ-1500 от источника Co^{60} (при мощности дозы 360 р/мин.) в дозах 3, 6 и 9 кр однократно. Перед облучением, а также через 10 и 30 дней после начала опыта измеряли высоту главного стебля растений, определяли количество листьев, их длину и ширину. Площадь листьев впоследствии высчитывали с помощью коэффициента, на который умножали произведение длины и ширины листа. Таким коэффициентом было число 0.67, найденное эмпирически при сравнении произведения длины на ширину 150 листьев периллы и площади этих же листьев, определенной путем нанесения их очертаний на миллиметровую бумагу (Шутов, 1966).

Для анатомического изучения верхушечные почки и вырезки из оснований листьев 4-го, 6-го, 8-го и последующих ярусов фиксировали по Карнуа и Навашину и обрабатывали по методике, общепринятой при приготовлении постоянных препаратов (Прозина, 1960). Срезы почек делали продольные и поперечные, толщиной 10 мкм, а срезы листьев — в основном поперечные, толщиной 15—20 мкм. Препараты окрашивали генциановым фиолетовым по Ньютону. Кроме постоянных препаратов, были изготовлены временные (в глицерине, без окраски) для изучения строения верхнего и нижнего эпидермиса листьев тех же вариантов. С полученных препаратов были сделаны анатомические рисунки рисовальным аппаратом РА-4. Измерение толщины листовых пластинок проводилось с помощью винтового окуляр-микрометра МОВ-15. Результаты измерений обрабатывались статистически по методу условного среднего (Рокицкий, 1964; Плохинский, 1970, и др.). Достоверность различий между опытом и контролем во всех таблицах обозначена при вероятности безошибочных прогнозов 0.95 — x; 0.99 — xx; 0.999 — xxx.

Экспериментальная часть

Основным внешним проявлением радиационного повреждения листа периллы было уменьшение его прироста (табл. 1). Кроме того, облучение приводило к изменению формы и окраски листьев некоторых ярусов, как это представлено на рис. 1.

Лист 4 яруса, закончивший рост до начала опыта, к моменту облучения имел листовую пластинку, мезофилл которой был представлен одним слоем палисады и тремя слоями рыхло расположенных клеток губчатой паренхимы (рис. 2).

Через 10 дней после облучения любой из применявшихся нами доз этот лист нельзя было отличить от контрольного ни по размеру, ни по форме, ни по окраске. Через 30 дней после облучения площадь его становилась несколько большей, чем в контроле, он дольше не желтел и казался более грубым на ощупь.

Изучение анатомического строения пластинки этого листа показало, что она не отличается от контрольной ни по характеру дифференциации мезофилла, ни по строению эпидермиса, но становится немного толще из-за растяжения клеток.

Лист 6 яруса, площадь которого перед облучением была равна $^1/_4$ от его конечного размера, имел листовую пластинку, только что дифференцировавшуюся на столбчатую и губчатую ткани с плотно прилегающими друг к другу клетками (рис. 2).

После облучения дозами 3,6 и 9 кр площадь этого листа на 10-й день опыта составляла 83.2, 80 и 60% от площади контроля, а на 30-й день — 82.1, 67.1 и 63.9% соответственно. Кроме того, он стал несколько более морщинистым, чем обычно.

По анатомическому строению пластинка облученного листа отличалась от контрольной большей толщиной и большей извилистостью нижнего эпидермиса.

Лист 8 яруса, к моменту облучения только что начавший внепочечное развитие, имел листовую пластинку, мезофилл которой состоял из трех слоев меристематических клеток (рис. 3).

После облучения дозами 3, 6 и 9 кр площадь этого листа составляла на 10-й день опыта 50, 22.5 и 21.8% от площади контроля, а на 30-й — 68.1, 13.1 и 3.2% соответственно. Окраска после облучения 3 кр не изменилась, а после облучения 6 и 9 кр стала крапчатой (рис. 1).

В зависимости от дозы облучения наблюдалась задержка, нарушение и отсутствие дифференциации мезофилла на столбчатую и губчатую ткани. В последнем случае боковые стенки эпидермальных клеток не становились волнистыми.

Лист 10 яруса, находившийся в момент облучения внутри верхушечной почки, имел листовую пластинку, мезофилл которой так же, как и у листа 8 яруса, состоял из трех слоев меристематических клеток (рис. 4).

Через 10 дней после начала опыта этот лист еще не вышел из почки. Уменьшение его прироста зависело от дозы. Число слоев мезофилла во всех вариантах опыта и в контроле не отличалось от исходного.

Через 30 дней после начала опыта этот лист отличался от контрольного и по размеру, и по форме, и по окраске (рис. 1). Редукция размеров листа зависела от дозы, а после воздействия 9 кр была настолько значительна, что листовой зачаток вообще не перешел к внепочечному развитию. Форма листа стала уродливой (6 кр), а окраска более темно-зеленой (3 кр) и крапчатой (6 кр). Внутреннее строение пластинки листа зависело от дозы. После облучения 3 кр оно почти не отличалось от контроля. После облучения 6 кр нарушалась дифференциация мезофилла вплоть до появления двойного слоя палисады. После облучения 9 кр отмечалось полное отсутствие дифференциации мезофилла; антиклинальные стенки эпидермиса в этом случае, в отличие от контроля, не становились волнистыми.

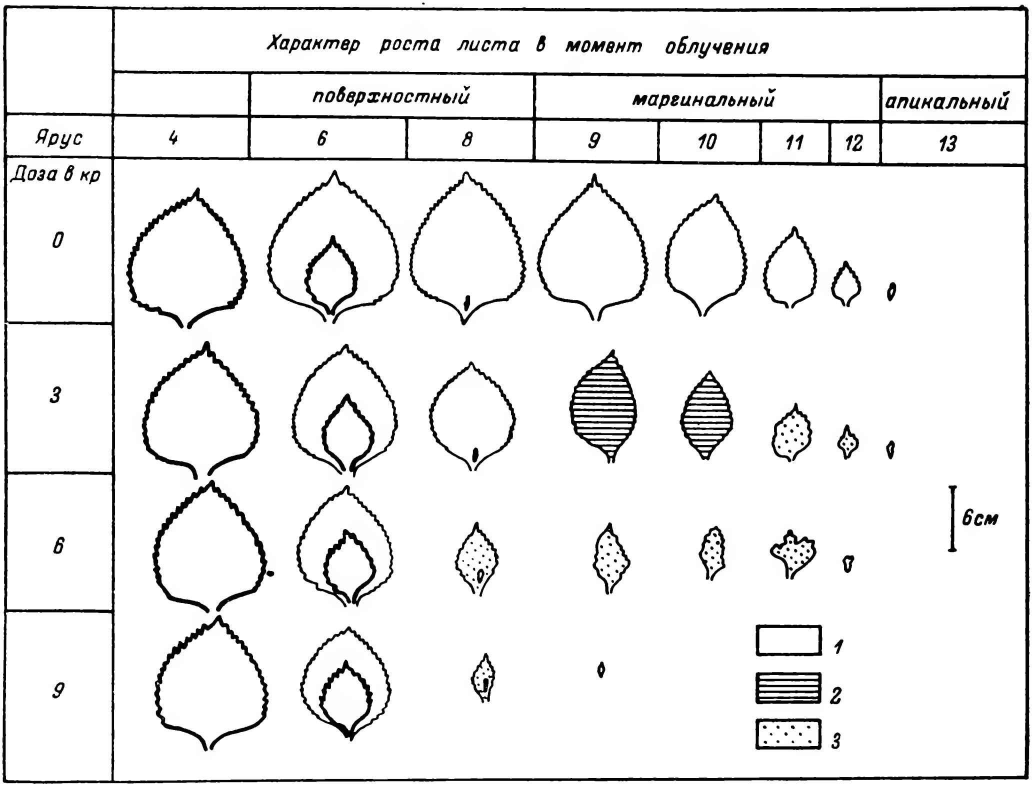


Рис. 1. Морфология листьев *Perilla ocymoides* L. перед облучением и на 30-й день после него.

Контуры исходных листьев 4—8-го ярусов показаны *жирной* линией; зачатки листьев 9—13-го ярусов на схеме не представлены. *1* — зеленая окраска; *2* — темно-зеленая; *3* — крапчатая.

Лист 12 яруса к моменту облучения характеризовался апикальным ростом и еще не имел листовой пластинки или только что перешел к маргинальному росту. На продольном срезе такого листа были видны 4 слоя клеток (рис. 5).

Через 10 дней после начала опыта лист еще находился внутри почки, размер его зависел от дозы. В варианте облучения 3 кр, так же как в контроле, появился еще один, 5-й слой клеток. В варианте 9 кр количество слоев осталось таким же, как в исходной листовой пластинке, но размер клеток

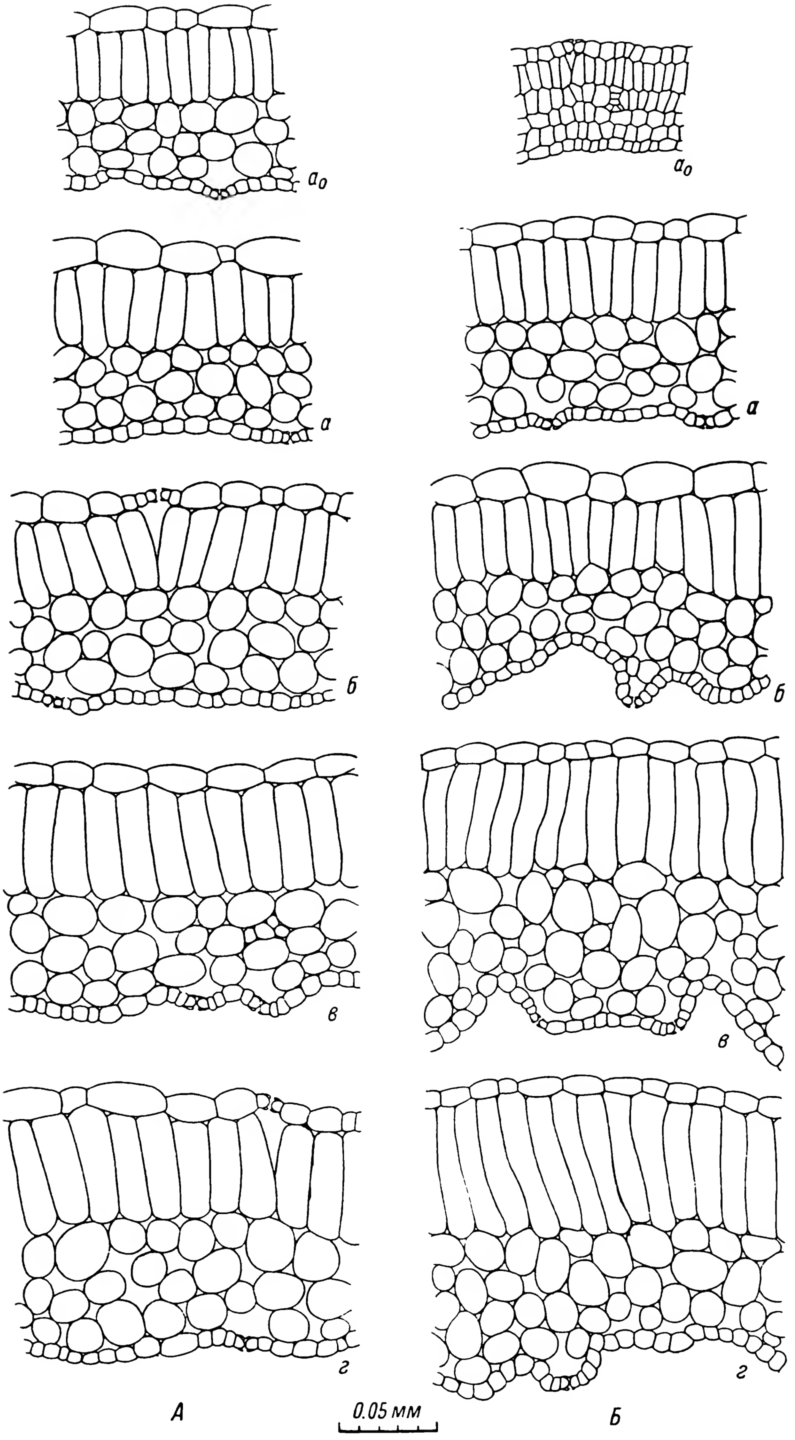


Рис. 2. Поперечные срезы пластинки листа *Perilla ocymoides* L. 4-го (*А*) и 6-го (*Б*) ярусов в норме и после облучения.

a_0 — контроль в начале опыта; *а* — контроль через 30 дней после начала опыта; *б*, *в*, *г* — через 30 дней после облучения дозами 3,6 и 9 кр соответственно.

ТАБЛИЦА 1

Влияние облучения на прирост площади листа периллы масличной

Ярус	Доза в кр	Площадь листа: исходная, n	исходная, M ± m (в см²)	конечная, n	конечная, M ± m (в см²)	в % к контролю
					На 10-й день опыта	
8	0	45	0.1	10	8.2±2.39	100
	3			11	4.1±0.87	50
	6			10	1.8±0.31 x[1]	22.5
	9			9	1.7±0.56 x	21.8
6	0	45	20.4±0.98	10	67.1±5.71	100
	3			11	55.8±3.23	83.2
	6			10	53.7±3.36	80.0
	9			9	46.3±4.93 x	69.0
4	0	45	74.6±2.28	10	81.6±5.46	100
	3			10	76.7±4.10	93.9
	6			10	78.7±5.12	96.4
	9			9	76.7±4.83	93.9
					На 30-й день опыта	
8	0	45	0.1	11	83.8±2.63	100
	3			11	57.1±2.99 xxx	68.1
	6			12	11.0±1.64 xxx	13.1
	9			13	2.7±0.50 xxx	3.2
6	0	45	17.4±1.00	11	87.2±3.97	100
	3			11	71.6±2.84 xx	82.1
	6			12	58.5±5.98 xxx	67.1
	9			13	55.8±3.75 xxx	63.9
4	0	45	91.3±1.58	11	91.4±3.90	100
	3			11	100.8±3.29	110.2
	6			12	94.0±3.55	102.8
	9			13	102.9±1.66 x	112.5

ТАБЛИЦА 2

Утолщение пластинки листа периллы масличной, наблюдаемое через месяц после облучения

Ярус	Доза в кр	Толщина: исходная, n	исходная, M ± m (в мкм)	конечная, n[1]	конечная, M ± m (в мкм)	в % к контролю	Прирост за месяц в мкм
8	0	60	46.5±0.57	60	130.5±2.13	100	84.0
	3			60	165.9±3.66 xxx	127	119.4
	6			60	200.6±6.02 xxx	154	164.1
	9			40	76.2±1.83 xxx	58.4	29.7
6	0	60	63.7±0.95	50	142.0±2.61	100	78.3
	3			60	137.8±2.15	97	74.1
	6			50	158.0±3.15 xxx	111.2	94.3
	9			70	169.3±2.77 xxx	119.0	105.6
4	0	50	151.6±1.36	49	149.7±2.54	100	0
	3			57	144.9±2.09	96.8	0
	6			50	156.7±2.75	104.7	5.1
	9			37	161.1±2.34 xxx	107.6	9.5

---

[1] Достоверность различий между опытом и контролем обозначена при вероятности безошибочных прогнозов 0.95—x, 0.99 —xx, 0.999 —xxx.

В среднем производилось по 10 измерений на одном препарате.

увеличился (рис. 5, *г*). В варианте 6 кр пластинка стала неравномерно утолщенной.

Через 30 дней после начала опыта этот лист отличался от контрольного и по размерам, и по форме, и по окраске. Редукция размеров листа зависела от дозы, а после облучения 9 кр была такой, что листовой зачаток не только не перешел к внепочечному развитию, но по своим размерам почти не отличался от исходного. Форма листа стала уродливой, а окраска крапчатой.

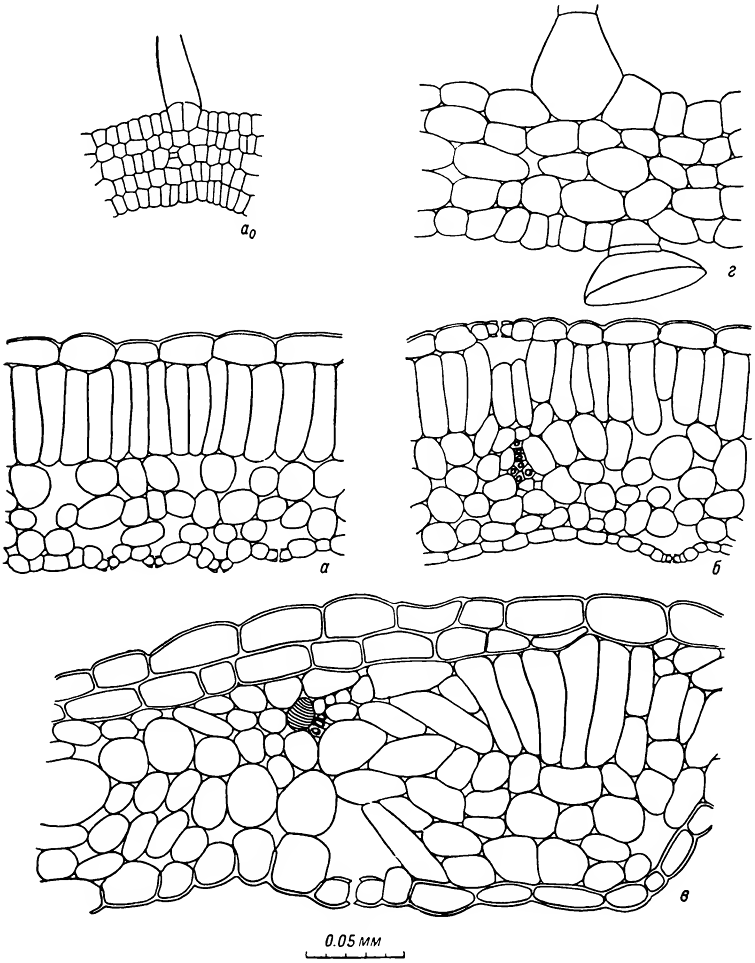


Рис. 3. Поперечные срезы пластинки листа 8-го яруса *Perilla ocymoides* L. в норме и после облучения.

Обозначения те же, что на рис. 2.

По внутреннему строению пластинка листа после облучения 3 кр почти не отличалась от контрольной, а после облучения 6 кр наблюдалась задержка дифференциации мезофилла и возникновение дополнительного слоя губчатой паренхимы.

Результаты измерения толщины листовых пластинок разных ярусов представлены в табл. 2. Как видно, утолщение листовых пластинок после облучения находится в прямой зависимости от его дозы и в обратной — от степени сформированности листа к моменту облучения, при этом утолщение происходит за счет увеличения толщины как столбчатой, так и губчатой тканей.

Обсуждение

Как видно из экспериментальных данных, радиочувствительность листьев разных ярусов периллы масличной распределялась следующим образом: листья 10—12 ярусов отличались от контрольных по всем четырем выбранным нами критериям радиочувствительности — размеру, форме, окраске и анатомическому строению; листья 8 яруса — по трем (радиоморфозов у них не наблюдалось); листья 6 яруса — по двум: размеру и анатомическому строению, но ни морфозов, ни изменения окраски у них не было; листья 4 яруса почти не отличались от контрольных. Следовательно, используя формулировку правила Бергонье—Трибондо (Bergonie et Tribondeau, 1906), можно сказать, что радиочувствительность листа тем больше, чем «будущность» его более длительна, а его морфология и функции «менее определенно фиксированы» к моменту облучения.

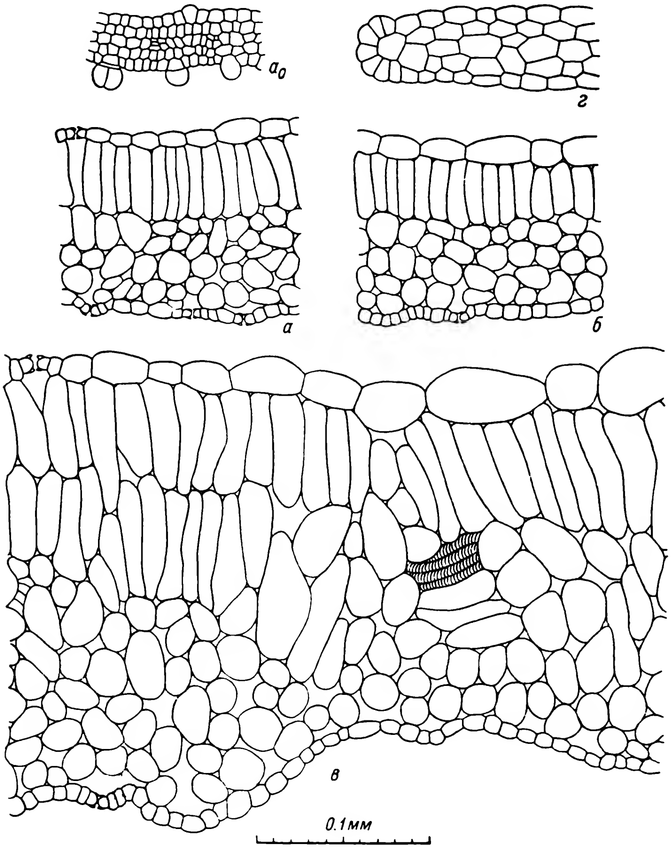


Рис. 4. Продольные и поперечные срезы пластинки листа 10-го яруса *Perilla ocymoides* L. в норме и после облучения.

Обозначения те же, что на рис. 2.

Рассмотрим теперь действие облучения на каждый из этих признаков в отдельности.

На размер листа облучение влияло двояко: у растущих листьев оно вызывало уменьшение прироста, а у листьев, закончивших рост, после облучения наблюдалось некоторое увеличение площади листовой пластинки.

Изменение размеров листьев после облучения — явление широко известное (см. обзоры; Gunckel, 1957, 1965).

Уменьшение прироста листа вызывается непосредственным действием радиации на деление клеток, в то время как увеличение его происходит за счет растяжения клеток и, по-видимому, обусловлено нарушением ростовых корреляций у облученных растений. В работе Е. А. Сергеевой (1970) показано, что облучение растений периллы в дозах, тормозящих рост главного стебля и листьев верхних ярусов (3—9 кр), приводит к задержке оттока пластических веществ из листьев нижних ярусов. Поэтому эти листья дольше, чем у контрольных растений, остаются в активном состоянии, что и приводит к увеличению их размеров.

На форму листьев периллы облучение в одних случаях не влияло, а в других — приводило к появлению уродливых листьев с неровными краями — радиоморфозов.

О появлении радиоморфозов листа сообщали многие авторы (Horlacher a. Killough, 1931; Noguchi, 1935; Johnson, 1936 и др.; Singh a. Mehra, 1940; Sparrow a. Singleton, 1953; Gunckel a. Sparrow, 1954; Biebl, 1958; Привалов 1961; Васильев, 1962; Шутов, 1966; Батыгин, 1968, и др.).

Так как в норме появление цельнокрайных, зубчатых и лопастных листьев определяется равномерностью или неравномерностью маргинального роста (Ashby, 1948; Серебряков, 1952), то появление радиоморфозов, по-видимому, является следствием нарушения этого роста. У периллы радиоморфозы возникали только при облучении листовых зачатков. Подавление делений после прекращения маргинального роста не приводило к радиоморфозам, но имело определенные последствия: обычно широкояйцевидные листья периллы становились заметно более вытянутыми в длину. Как известно, форма листа зависит от различной интенсивности роста в разных частях его (локализованный рост) и в разных направлениях (поляризованный рост) (Avery, 1933). На степень поляризации роста листа радиация не влияет, так как клеточные деления не играют в ней никакой роли (Haber, 1962; Haber a. Foard, 1963). Следовательно, бóльшая линейность листа периллы после облучения вызывается только нарушением локализованного роста: подавлением делений в его основании.

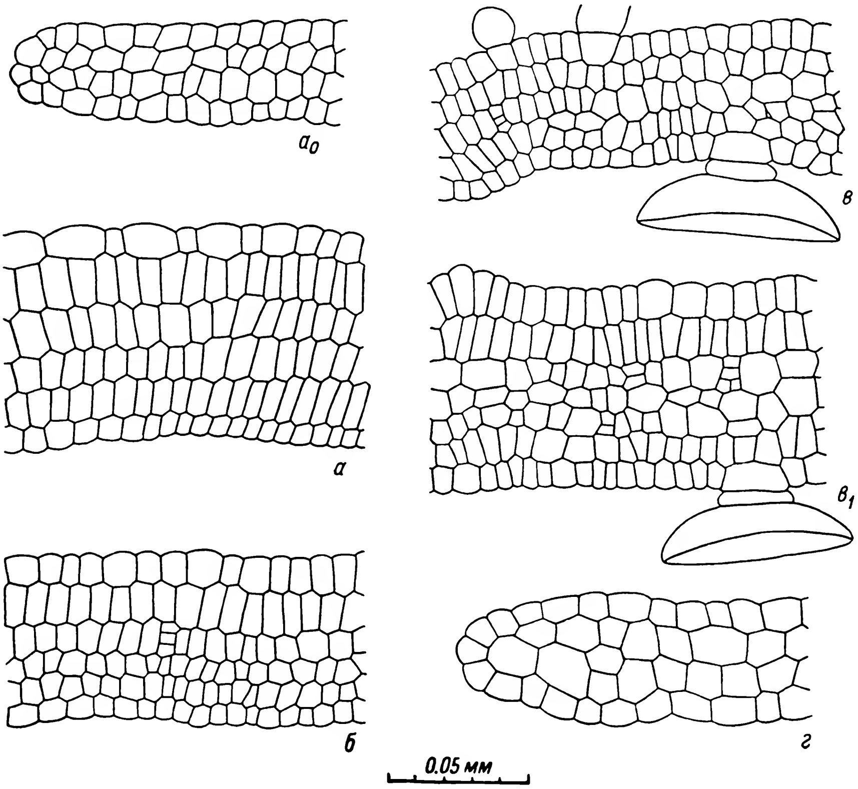


Рис. 5. Продольные и поперечные срезы пластинки листа 12-го яруса *Perilla ocymoides* L. в норме и после облучения.

a_0 — контроль в начале опыта; *а* — контроль через 30 дней после начала опыта; *б* — через 30 дней после облучения дозой 3 кр; *в*, $в_1$ — через 30 дней после облучения дозой 6 кр; *г* — через 10 дней после облучения дозой 9 кр.

На окраску листьев периллы облучение или не влияло, или вызывало два типа отклонений: более темно-зеленую окраску, чем в контроле, и крапчатую. Появление темно-зеленой окраски после облучения отмечали также Ногухи (Noguchi, 1935), И. М. Васильев (1957) и др. По Ногухи, такая окраска является следствием большего накопления хлорофилла хлоропластами. Васильев считает, что появление ее имеет коррелятивную природу и непосредственно связано с задержкой роста листа. В наших опытах появление темно-зеленой окраски наблюдалось как у листьев, сформированных к моменту облучения, так и у молодых листьев и листовых зачатков.

Крапчатость и мозаичность окраски после облучения может быть вызвана изменениями, связанными с хлоропластами (Stadler, 1930; Noguchi, 1935; Randolph, 1950, и др.). или, кроме того, и дезорганизацией палисады (Степанов, 1937; Singh и др., 1939). В наших опытах крапчатость наблюдалась у листьев 8 яруса и выше и никогда не наблюдалась у листьев нижних ярусов, т. е. появление ее зависело от степени сформированности листа к моменту облучения.

На анатомическое строение листьев, мезофилл которых был дифференцирован, облучение влияло мало, но оно вызывало отчетливые изменения внутренней структуры молодых листьев и листовых зачатков.

Изучение действия облучения на анатомическое строение листьев началось еще в 1908 г. (Gager, 1908). К настоящему времени стало ясно, что это действие проявляется по-разному. Оно либо приводит к утолщению листовых пластинок, при котором число слоев мезофилла остается неизменным (Гудспид, 1929; Сильченко, 1965), либо вызывает дезорганизацию и редукцию палисады (Noguchi, 1935; Степанов, 1937; Singh и др., 1939) и появление дополнительных слоев ее (Sparrow, Singleton, 1953; Gunckel, Sparrow, 1954; Бреславец и др., 1956; Jounis, Hammouda, 1961; Серебреников, 1962). Трудность систематизации сведений по этому вопросу объясняется прежде всего тем, что большинство авторов рассматривали действие радиации на внутреннюю структуру листа не в динамике, в течение всего онтогенеза, а лишь в отдельные случайно выбранные отрезки его.

Изучение действия однократного облучения целого растения на листья разных ярусов вносит ясность в этот вопрос. Оказалось, что реакция на облучение молодых листьев и листовых зачатков всех ярусов зависит от дозы и характеризуется задержкой, нарушениями и отсутствием дифференциации мезофилла на столбчатую и губчатую ткани. Реакция на облучение листьев средних и нижних ярусов также зависит от дозы, но выражается в основном в утолщении их листовых пластинок и большей извилистости нижнего эпидермиса.

Таким образом, проявление действия облучения на анатомическое строение пластинки листа зависит от трех причин: степени сформированности листа к моменту облучения, дозы облучения и времени, прошедшего после облучения.

Анализ действия облучения на формирование внутренней структуры молодого листа периллы был дан ранее (Кашина и Савин, 1970). Здесь же мы остановимся подробнее на таких реакциях, как утолщение листовой пластинки и морщинистость ее.

Утолщение листовых пластинок — характерная реакция на облучение. Она может вызываться делением клеток (Sparrow a. Singleton, 1953; Gunckel, Sparrow, 1954; Jounis, Hammouda, 1961; Серебреников, 1962), растяжением клеток (Гудспид, 1929; Sparrow a. Singleton, 1953; Gunckel, Sparrow, 1954; Сильченко, 1965) и увеличением межклетников (Singh, Mehra, 1940; Sparrow, Singleton, 1953). Высказывалось предположение, что способ утолщения отчасти зависит от вида растений (Sparrow, Singleton, 1953; Gunckel, Sparrow, 1954).

Нами показано, что у одного и того же вида могут встречаться не только все перечисленные способы утолщения листа, но и уменьшение толщины его листовой пластинки по сравнению с контролем. Уменьшение наблюдается только после облучения в дозах, вызывающих «фиксацию» исходного числа слоев недифференцированного мезофилла. Увеличение толщины у листьев разных ярусов достигается разными способами и сильно варьирует по величине (табл. 2). Наименьшее утолщение характерно для листа 4 яруса, где оно происходит исключительно за счет растяжения клеток. Наибольшее утолщение наблюдается у листьев 8 яруса и выше, где оно происходит как за счет растяжения клеток, так и за счет увеличения числа их, вплоть до появления добавочного слоя палисады.

Между утолщением пластинки листа периллы и приростом площади этого же листа существует обратная зависимость (рис. 6). Исходя из этого, появление дополнительного слоя клеток в листовой пластинке еще нельзя рассматривать как косвенное доказательство стимуляции митозов облучением. У периллы увеличение числа слоев листовой пластинки при резком уменьшении прироста площади этого же листа являлось следствием не стимуляции митозов, а скорее нарушения их ориентации. Утолщение листовых пластинок, по-видимому, имеет коррелятивную природу и связано с накоплением не использованных на рост пластических и минеральных веществ (Васильев, 1962; Савин, 1962, и др.).

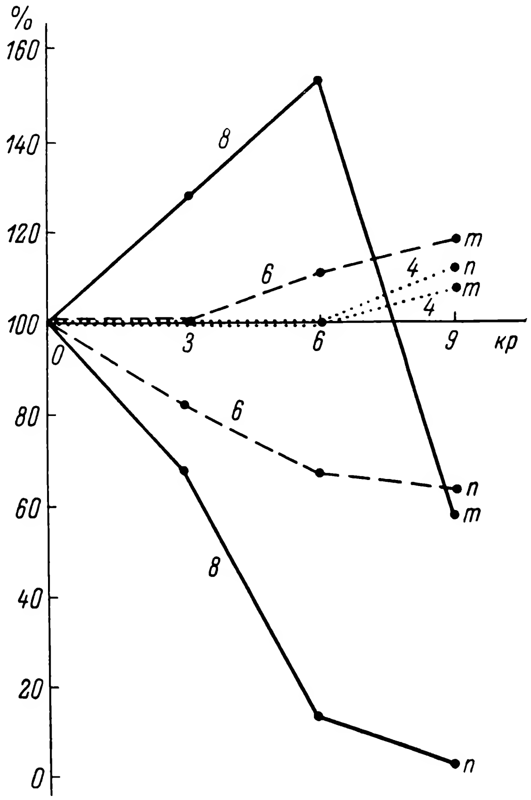


Рис. 6. Соотношение площади и толщины листовой пластинки *Perilla ocymoides* L. через месяц после облучения (в процентах к контролю).

По оси абсцисс — дозы (0—9 кр). *m* — толщина листа; *n* — его площадь. Цифры возле кривых — яруса листьев.

Другой распространенной реакцией на облучение является морщинистость листовых пластинок (Horlacher a. Killough, 1931; Степанов, 1937; Singh и др., 1939; Sparrow a. Singleton, 1953; Бреславец и др., 1956; Jounis, Hammouda, 1961; Gunckel, 1965).

В наших опытах у периллы она отмечалась у листьев 6 яруса. В норме морщинистость встречается у некоторых декоративных форм растений и объясняется тем, что жилки их листьев прекращают рост значительно раньше, чем мезофилл (Синнот, 1963). Как известно из работ Эвери и Бонне с сотрудниками (Avery, 1935; Bonner и др., 1939), рост жилок контролируется ауксином, в то время как рост мезофилла не зависит от него. Поэтому уменьшение содержания ауксинов в облученных листьях, еще не закончивших рост, может приводить к большей морщинистости их листовых пластинок по сравнению с контролем.

Таким образом, мы рассмотрели действие радиации на размер, форму, окраску и анатомическое строение листа периллы и выяснили, что каждый из этих признаков является чувствительным лишь в период своего формирования.

О том, что нарушение строения какого-либо органа возможно лишь при радиационном воздействии во время его формирования, хорошо известно из экспериментов зоологов (Расселл и Расселл, 1958). Облучая эмбрионы мышей в различные периоды органогенеза, они вызывали специфические нарушения в строении скелета, нервной системы и т. д. Промежуток времени, в течение которого существовала чувствительность к возникновению специфического уродства, они назвали «критическим периодом» для этого уродства.

В нашей работе подтвердилась та же закономерность: для возникновения аномалий по любому морфолого-анатомическому признаку листа существует свой «критический период», в течение которого он наиболее чувствителен к облучению. Причем длительность этого периода для каждого признака своя. Так, например, на форму листа периллы облучение влияет в основном в период маргинального роста листовых зачатков; на окраску листа — также и при переходе к поверхностному росту, а на размеры листа (площадь и толщину) — в течении большей части онтогенеза.

Выводы

1. Реакция на облучение листьев разных ярусов различна. Используя формулировку правила Бергонье—Трибондо (1906), можно сказать, что радиочувствительность листа периллы тем больше, чем «будущность его более длительна, а морфология и функции менее определенно фиксированы» к моменту облучения.

2. Каждый из рассмотренных нами морфолого-анатомических признаков листа периллы наиболее чувствителен к облучению в период своего формирования, а именно:

а) облучение растущих листьев приводит к уменьшению их прироста, зависящему от дозы, в то время как облучение листьев, закончивших рост, или совсем не влияет на их размер, или вызывает увеличение его по сравнению с контролем;

б) облучение молодых листьев и листовых зачатков приводит к появлению крапчатой окраски их, в то время как у листьев нижних ярусов этого не наблюдается;

в) облучение листьев, у которых уже начался поверхностный рост, мало влияет на форму их листовых пластинок, в то время как облучение зачатков листьев, характеризующихся апикальным и маргинальным ростом, приводит к радиоморфозам;

г) облучение листьев, мезофилл которых дифференцирован, почти не влияет на их анатомическое строение, в то время как облучение молодых листьев и листовых зачатков приводит к изменению их внутренней структуры — задержке, нарушениям и отсутствию дифференциации мезофилла на столбчатую и губчатую ткани.

3. Характерной реакцией на облучение является утолщение листовых пластинок, которое находится в прямой зависимости от дозы и в обратной от степени сформированности листа к моменту облучения. Оно происходит у листьев, закончивших рост, исключительно за счет растяжения клеток, а у молодых листьев и листовых зачатков — также и за счет увеличения числа клеток, вплоть до образования добавочного слоя их. Уменьшение толщины листа наблюдается только после облучения в дозах, вызывающих «фиксацию» исходного количества слоев недифференцированного мезофилла.

Авторы благодарят М. Ф. Данилову за постоянное внимание к работе.

ЛИТЕРАТУРА

Батыгин Н. Ф. (1968). Использование ионизирующей радиации при управлении жизнедеятельностью растений. Автореф. доктор. дисс. — Бреславец Л. П., Н. М. Березина, Г. И. Щибря. (1956). Длительное действие малых доз гамма-лучей на некоторые сельскохозяйственные растения. Биофизика, 1, 6. — Васильев И. М. (1957). О коррелятивных изменениях в растениях под влиянием рентгеновских лучей. ДАН СССР, 116, 1. — Васильев И. М. (1962). Действие ионизирующих излучений на растения. — Гудспид Т. Г. (1929). Влияние Х-лучей и радия на виды рода *Nicotiana*. Усп. экспер. биол., 4. — Кашина Т. К. и В. Н. Савин. (1970). Действие острого гамма-облучения на формирование внутренней структуры листа *Perilla ocymoides* L. Бот. ж., 55, 4. — Плохинский Н. А.

(1970). Биометрия. — Привалов Г. Ф. (1961). Изменчивость клена ясенелистного под влиянием X-лучей и нейтронов. Изв. Сиб. отд. АН СССР, 9. — Прозина М. Н. (1960). Ботаническая микротехника. — Расселл Л. Б., В. Л. Расселл. (1958). Опасность ионизирующего излучения для зародыша и плода. Матер. Междунар. конф. по мирн. использ. атомн. энергии, состоявшейся в Женеве 8—20 августа 1955 г., 11. Биологическое действие ионизирующих излучений. — Рокицкий П. Ф. (1964). Биологическая статистика. — Савин В. Н. (1962). О влиянии гамма-лучей Co^{60} на рост растений. В сб. трудов по агроном. физике, 9. — Сергеева Е. А. (1970). Действие гамма-лучей на некоторые физиолого-биохимические процессы в растениях периллы. Автореферат канд. дисс. — Серебреников В. С. (1962). Влияние различных доз гамма-лучей на рост, анатомо-морфологическое строение растений и качество картофеля. Автореф. канд. дисс. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Сильченко В. В. (1965). Влияние гамма-лучей Co^{60} на рост и анатомо-физиологические свойства растений. Автореф. канд. дисс. — Синнот Э. В. (1963). Морфогенез растений. — Степанов П. И. (1937). Действие рентгеновских лучей на семена сои. Тр. Бот. сада МГУ, 1. — Шутов А. А. (1966). Изучение влияния гамма-лучей Co^{60} на рост и изменение ростовых взаимосвязей у некоторых сельскохозяйственных растений. Автореф. канд. дисс. — Ashby E. (1948). Studies in the morphogenesis of leaves. An essay on leaf shape. New Phytologist, 47, 2. — Avery G. S. Jr. (1933). Structure and development of the tobacco leaf. Amer. J. Bot., 20. — Avery G. S. Jr. (1935). Differential distribution of a phytohormone in the developing leaf of *icotiana* and its relation to polarized growth. Torrey Bot. Club Bull., 62. — Bergonie J. et L. Tribondeau. (1906). Interpretation de quelques resultats de la radiotherapie et essai de fixation d'une technique rationnelle. Compt. rend. Acad. Sci., 143. — Biebl R. (1958). Radiomorphosen on *Soja hispida*. Flora, 146, 1/2. — Bonner D. M., A. J. Haagen-Smit a. F. W. Went. (1939). Leaf growth hormones. I. A bio-assay and source for leaf growth factors. Bot. Gaz., 101. — Gager C. S. (1908). Effect of the rays of radium on plants. Mem. N. J. Bot. Garden, 4. — Gunckel J. E. (1957). The effects of ionizing radiation on plants: morphological effects. Quart. Rev. Biol., 32, 1. — Gunckel J. E. (1965). Modifications of plant growth and development induced by ionizing radiations. Encyclopedia of plant physiol., 15, 2. — Gunckel J. E., A. H. Sparrow. (1954). Aberrant growth in plants induced by ionizing radiation. Brookhaven Symp. Biol., 6, «Abnormal and pathological plant growth». — Haber A. H. (1962). Non-essentiality of concurrent cell division for degree of polarization of leaf growth. I. Studies with radiation-induced mitotic inhibition. Amer. J. Bot., 49, 6. — Haber A. H. a. D. E. Foard. (1963). Non-essentiality of concurrent cell divisions for degree of polarization of leaf growth. II. Evidence from untreated plants and from chemically induced changes of the degree of polarization. Amer. J. Bot., 50, 9. — Horlacher W. R. a. D. T. Killough. (1931). Radiation-induced variation in cotton. J. Heredity, 22. — Johnson E. L. (1936). Susceptibility of seventy species of flowering plants to X-radiation, Plant Physiol., 11. — Jounis A. E., M. A. Hammouda. (1961). Pre-sowing gamma-irradiation of cotton seeds from a point source of Cs^{137} and its effect on emergence, growth and yield. Plant and Soil, 13, 4. — Noguchi J. (1935). Modifications of leaf structure by X-rays. Plant Physiol., 10. — Randolph L. F. (1950). Cytological and phenotypical effects induced in maize by X-rays and the Bikini test able atomic bomb. J. Cellular Comp. Physiol., 35, Suppl. — Singh B. N., R. S. Choudhri a. S. L. Kapoor. (1939). Structural abnormalities in cotton leaves following exposure of the seed to X-radiation. Annals Bot., N. S., 3, 10. — Singh B. N. a. S. N. Mehra. (1940). The significance of anatomical changes accompanying regeneration of X-rayed *Bryophyllum* leaves. J. Indian Bot. Soc., 19, 5—6. — Sparrow A. H. a. W. R. Singleton. (1953). The use of radiocobalt as a source of gamma-rays and some effects of chronic irradiation on growing plants. Amer. Naturalist, 87. — Stadler L. I. (1930). Some genetic effects of X-rays in plants. J. Heredity, 21

Агрофизический
научно-исследовательский институт,
Ленинград.

Получено 15 II 1973.

SUMMARY

The study of anatomical structure of different level leaves of *Perilla ocymoides* L. has been carried out before irradiation as well as on the 10th and the 30th day after it. In the beginning of the experiment the leaves were on in all stages of ontogenesis: from initiation in shoot apex up to the achieving of final internal and external differentiation. It has been shown that irradiation produced little effect on the anatomical structure of leaves with mesophyll already differentiated, but caused evident alteration of the internal structure in young leaves and leaf primordia, which manifested itself in delay (3 kr), disturbances (6 kr) and absence of differentiation of mesophyll into lacunose and palisade tissues (9 kr).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 576.16 : 582.736 (517)

Ч. Санчир

НОВЫЕ МОНГОЛЬСКИЕ АСТРАГАЛЫ[1]

CZ. SANCZIR. NEW MONGOLIAN ASTRAGALS

Летом 1971 г. во время полевых исследований в пустынно-степной зоне Монгольской Народной Республики нами был обнаружен ряд новых для науки видов рода *Astragalus* L., описания которых мы здесь и приводим.

1. Новый астрагал из секции *Chomutoviana* B. Fedtsch.

(Species nova *Astragali* e sectione *Chomutoviana* B. Fedtsch.)

Astragalus saichanensis Sancz. sp. nov.

Planta humilis 3—12 cm alta, caulibus valde abbreviatis numerosis caespitulos compactos formans; stipulae 3—5 mm longae, inter se connatae, paleaceae, totae marginibus praecipue albo-pilosae. Folia 2—4 cm longa ternata et imparipinnata, foliolis bijugis; foliola oblonga et oblongo-elliptica, 6—24 mm longa, 1.5—3.5 mm lata, utrinque appresse argenteo-pilosa. Pedunculi 2—9 cm alti, appresse albo-pilosi. Racemi abbreviati, compactiusculi, 1—3 cm longi, 4—12-flori; bracteae lineari-lanceolatae, 2—4 mm longae, paleaceae. Calyx tubulatus 6—8 mm longus, dense appresse nigro- et albo-pilosus, dentibus triangularibus vel saepius lineari-lanceolatis, tubo 3—5-plo brevioribus. Corolla violacea; vexillum 14—15 mm longum, 8—9 mm latum, fructificatione persistens, membranaceum, lamina orbiculari-ovali, apice sinuata ad basin angustata; alae 13—14 mm longae, laminis oblongis, ungui aequilongis, apice leviter fissis, auriculis brevibus 1—1.5 mm longis, uncinatis; carina 11—12 mm longa, lamina oblique oblonga, ungue subbreviore. Legumina sessilia, trigonocylindrica, subventricosa, 9—13 mm longa, dorso sutura profunde impressa, ventre carina valde prominente praedita, coriacea, biloculata, interdum subbiloculata, appresse nigro- et albo-pilosa. Fl. VI—VII.

Habitat in prolongamentis schistosis jugi Gurban-Sajchan in Altaj Gobico, in Mongolia.

Typus: Barun-Sajchan, locus Baindalain-Choto, ad cacumina collium schistosa in valle intermontana, steppa deserta, 4 VII 1971, fl. et fr. Cz. Sanczir legit; in herbario Instituti Biologiae Acad. Sci. Respublicae Popularis Mongoliae (Ulan-Bator) conservatur; isotypus in herbario Instituti Botanici Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

Species nostra *A. chomutovii* B. Fedtsch. et *A. tessico* Bajt. affinis est, sed a priore vexillo lato non strangulato, leguminibus trigonis vix ventricosis nigro- et albo-pilosis biloculatis necnon pedunculis longis, a posteriore vero corolla aliter colorata, calyce parvo et foliolis angustis differt.

---

[1] Из работ Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции.

Во «Флоре СССР» (т. 12, 1946 : 593) секция *Chomutoviana* B. Fedtsch. считается монотипной, с единственным видом — *A. chomutovii* B. Fedtsch., распространенным на Восточном Памире. Однако в 1969 г. М. С. Байтенов описал с Восточного Тянь-Шаня еще один вид, относящийся к этой секции (*A. tessicus* Bait.). Описываемый здесь нами из МНР вид астрагала также несомненно принадлежит к этой секции. Таким образом, число видов секции возросло до трех, и это требует внесения уточнений в ее характеристику. Ниже мы приводим новое описание секции и ключ для определения ее видов.

Sectio *Chomutoviana* B. Fedtsch. Consp. Fl. Turkest. 1906, 1 : 228 emend. Sancz.

Plantae perennes subacaules compacte caespitosae humiles, pilis bicuspidatis vestitae. Stipulae paleaceae connatae. Caules valde abbreviati, sub foliis dense involucrantibus subinconspicui, Foliola 1—2 (3) juga. Flores in racemis paucifloris subcapitatis brevibus compactiusculis breviter pedunculatis dispositi. Calyx tubulatus vel tubulato-campanulatus. Corolla violacea vel alba sed tunc carina apice violacea; vexillum oblongo-ellipticum vel orbiculari-ovale. Legumina sessilia, oblonga, oblongo-elliptica vel trigono-cylindrica, saepe subincurvata, calyci aequilonga vel ea sublongiora, ventricosa, suturis elevatis, coriacea, breviter nigro- et albo-pilosa vel villosa, uni- vel biloculata.

Sectio Centrali-Asiatica montana.

Habitat in desertis altimontanis et steppis montanis subdesertis.

CLAVIS DIAGNOSTICA SPECIERUM SECT. *CHOMUTOVIANA* B. FEDTSCH. EMEND. SANCZ.

1. Flos albus; carina apice vix violacea. Calyx sat magnus, 10—11.5 mm longus, dentibus 3—3.5 mm longis. Carina 3.5—5 mm lata . . . . *A. tessicus* Bait.

+ Flos violaceus. Calyx parvus, 6—8 mm longus, dentibus 1.5—2.5 mm longis. Carina 1.5—3.5 mm lata . . . . 2.

2. Vexillum oblongo-ellipticum, infra medium strangulatum. Legumina oblonga, valde ventricosa, breviter albo-villosa, fere complete uniloculata . . . . *A. chomutovii* B. Fedtsch.

+ Vexillum orbiculari-ovale, non strangulatum. Legumina trigono-cylindrica, subventricosa, appresse albo- et nigro-pilosa, manifeste biloculata . . . . *A. saichanensis* Sancz.

2. Два новых астрагала из секции *Trachycercis* Bunge

(Duae species *Astragali* novae e sectione *Trachycercis* Bunge)

Astragalus grubovii Sancz. sp. nov.

Planta perennis laxe caespitosa, 3—8 cm alta caulibus tam epigaeis quam hypogaeis abbreviatis numerosis, ob pilos bicuspidatos flexuosos patentes griseolo-lanata. Stipulae lineari-lanceolatae, longe acuminatae, 8—15 mm longae, membranaceae, ad medium inter se et cum petiolo connatae, extus et marginibus dense longe albo-lanatae. Folia 4—12 (14) cm longa, petiolis rachi aequilongis vel ea ad duplo-triplo brevioribus, ut rachis patenter pilosis, foliolis in numero 4—12 (14) jugis, obovatis 5—10 mm longis, 3.5 (7) mm latis, basi cuneatis, obtusis vel rotundatis, interdum breviter acuminatis et tunc ellipticis, roseolo- vel brunnescenti-marginatis, saepe breviter petiolulatis, utrinque patenter hirsutis. Flores subradicales 5—8 in pedunculo brevissimo sessiles, in axillis foliorum siti. Bracteae oblongo-ovatae, calyce breviores, paleaceae, pilosae, extus et ad margines longe ciliatae. Calyx tubulatus, 10—14 (15) mm longus, patenter albo-villosus, dentibus linearibus 2—4 (5) mm longus, tubi dimidio brevioribus. Corolla flavido-alba, vexillum oblongo-obovatum, 17—22 mm longum, lamina 6—9 mm lata, apice sinuata; alae 16—20 mm longae, lamina lineari-

oblonga, apice integra vel vix sinuata, ungue subbreviore, auriculis minutissimis; carina 16—17 mm longa, alis subbrevior ac sublatior, lamina oblique oblongo-obovata, ungue duplo breviore, obtusa, auriculis subinconspicuis. Ovarium dense albo-pilosum. Legumina sessilia, coriacea, ablique oblongo-ovata, 10—15 mm longa, 4—6 mm lata, ventricosa, subcompressa, ventre planiuscula, dorso convexa, carinata, interdum subincurvata, rostro lignescente 3—6 mm longo donata, dense ac minute albido-lanata, biloculata. Fl. V—VI; fr. VI—VII.

Habitat in zonis deserta, deserto-stepposa et pro parte stepposa sicca Mongoliae.

Typus: Ditio Gobi Australis, in viciniis loci Bulgan somon, steppa deserta, in artemisieto-stipeto (*Artemisia frigida* et *Stipa glareosa*) in planitie submontana, 25 VI 1971, fl. et fr., Cz. Sanczir; in herbario Instituti Biologiae Acad. Sci. Respublicae Popularis Mongoliae (Ulan-Bator) conservatur; isotypus in herbario Instituti Botanici Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

Species nostra *A. hypogaeo* Ledeb. speciei altimontanae habitu simillima est, a qua tamen corolla calyceque minutis, vexillo latiore auriculis alarum angustis minutisque, foliolis roseo- vel brunnescenti-marginatis et praecipue leguminibus oblongo-ovatis rigidis coriaceis rostro lignescente longo donatis necnon characteribus oecologo-geographicis bene differt.

Astragalus junatovii Sancz. sp. nov.

Planta acaulis vel subacaulis caespitosa, 5—15 cm alta, caulibus valde abbreviatis ad 3 cm altis, residuis petiolorum stipularumque dense vestitis. Stipulae 4—12 mm longae, ad medium inter se et cum petiolo connatae, albo-hirsutae, superiores lanceolatae acuminatae, inferiores oblongo-ovatae. Folia (2) 3—10 (15) cm longae, petiolis rachi subaequilongis, ut haec appresse pilosis, foliolis (2) 4—5 (7) jugis, ellipticis vel lanceolatis, acutiusculis, 8—16 mm longis, 2—4 mm latis, utrinque dense ac appresse hirsutis, juvenilibus subsquarrosis, interdum sub finem vegetationes glabrescentibus et tunc flavido-viridibus. Racemi breves 2—4-flori, laxi, breviter pedunculati, in axillis foliorum siti. Bracteae 2—3 mm longae, lanceolato-lineares vel lineares, longe acuminatae, subpatenter pilosae. Calyx tubulatus, 10—15 mm longus, dense ac subpatenter albo-pilosus, dentibus lineari-subulatis 2—5 mm longis tubo triplo-quadriplo brevioribus. Corolla alba, mediotantum vexilli macula violacea ornata necnon carina apice violacea. Vexillum 18—22 (24) mm longum, lamina oblongo-obovata, apice rotundata vel subsinuata, infra medium vix angulato-dilatata; alae 16—20 (22) mm longae, lamina obliqua, oblongo-lineari, ungue subduplo breviore, auriculis brevibus latiusculis; carina 13—17 mm longa, lamina obliqua oblongo-ovali, apice subsinuata, auricula minuta denticuliformi praedita. Legumina sessilia, valde ventricosa, subglobosa vel subgloboso-ovoidea, 3—7 mm longa, 3—5 mm lata, a ventre dorsoque subimpressa, in rostrum brevissimum abrupte angustata, albo-hirsuto-lanata, biloculata. Fl. V—VI, fr. VI—VII.

Habitat in planitiebus schistoso-arenosis zonae deserto-stepposae Mongoliae.

Typus: Altaj Gobicum, ad prolongamenta borealia jugi Barun-Sajchan, in viciniis loci Bulgan somon, steppa deserta, in artemisieto-stipeto ajanioso (*Artemisia frigida*, *Stipa glareosa*, *Ajania achilleoides*), 13 VI 1971, fl. et fr., Cz. Sanczir. In herbario Instituti Biologiae Acad. Sci. Respublicae Popularis Mongoliae (Ulan-Bator), isotypus in herbario Instituti Botanici Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

Planta nostra *A. scabriseto* et *A. scaberrimo* Bunge affinis est, a quibus tamen floris structura, pubescentia necnon leguminibus globosis ventricosis parvis praecipue differt.

Институт биологии
Академии наук МНР,
г. Улан-Батор.

Получено 28 VI 1973.

УДК 576.16 [582.675.1+582.992

В. М. Прима

ДВА НОВЫХ ВИДА С КАВКАЗА

V. M. PRIMA. TWO NEW SPECIES FROM THE CAUCASUS

Ranunculus tebulossicus Prima sp. nov. (sect. *Chrysanthe* Spach) — Planta perennis, 5—10 cm alta. Caules floriferi in numero (1)2—3(5), ascendentes vel erecti, simplices, uniflori raro bi-triflori, pilis simplicibus, albis sparse vel plus minusve dense vestiti; petioli 3—5 cm lg., pilis albis tecti; lamina 2—3 cm lg. et 2.5—3(4) cm lt., ambitu orbiculari-pentagona, in lacinias tres profunde fissa, lacinia media orbiculata vel obovata, trilobata, laciniis lateralibus late ovatis infra medium in lacinulas fissis, lobis et lacinulis obtuso dentatis; folia supra pilis appressis tecta, subtus atque interdum untrinque glabra. Flores mediocres 2—2.5 (3) cm in diam. Sepala 5—7 mm lg., ovata, expansa, pilis albis tecta; petala in numero 10—15, obtriangularia vel obovata, 11—13 (15) mm lg. et (5) 6—7 (8) mm lt., flava. Receptaculum pilosum, oblongum. Nuculae 2—2.5 mm lg., late obovatae, rostro, brevi, crassiusculo, apice uncinato. Fl. VI—VIII, fr. VIII—IX (X).

Typus: Caucasus orientalis, Czeczeno-Inguschetia, ad fontes. fl. Majsti-chi (confluvius fl. Argun), montis Tebulos-mta, inter fragmina lopidum prope glaciem, 3000 m, 28 VI 1969, V. Prima (LE).

Affinitas. A specie proxima *R. crassifolius* (Rupr.) Grossh. petalis majoribus in numero 10—15 (non 5) bene differt.

Многолетнее растение, 5—10 см высоты. Цветоносные стебли в числе (1) 2—3 (5), приподнимающиеся или прямые, простые, одно-, реже двутрехцветковые, рассеянно или б. м. густо покрытые простыми белыми волосками; черешки 3—5 см дл., покрыты белыми волосками; листовая пластинка 2—3 см дл. и 2.5—3 (4) см шир., в очертании округло-пятиугольная, глубоко рассеченная на три доли; средняя доля округлая или обратнояйцевидная, трехлопастная, боковые доли пластинки листьев широкояйцевидные, глубже середины рассеченные на доли второго порядка; лопасти и доли второго порядка притупленнозубчатые; листья сверху опушены прижатыми волосками, снизу или иногда с обеих сторон, голые. Цветок 2—2.5 (3) см в диам. Чашелистики 5—7 см дл., яйцевидные, распростертые, покрытые белыми волосками. Лепестки обратнотреугольные или обратнояйцевидные, желтые. Цветоложе продолговатое, волосистое. Орешки 2—2.5 мм дл., широко-обратнояйцевидные, с коротким толстоватым крючковато изогнутым носиком. Цв. VI—VIII, пл. VIII—IX (X).

Тип: Вост. Кавказ, Чечено-Ингушетия, верховья р. Маисты-хи (приток Аргуна), гора Тебулосмта, на морене у ледника, 3000 м, 28 VI 1969, В. М. Прима.

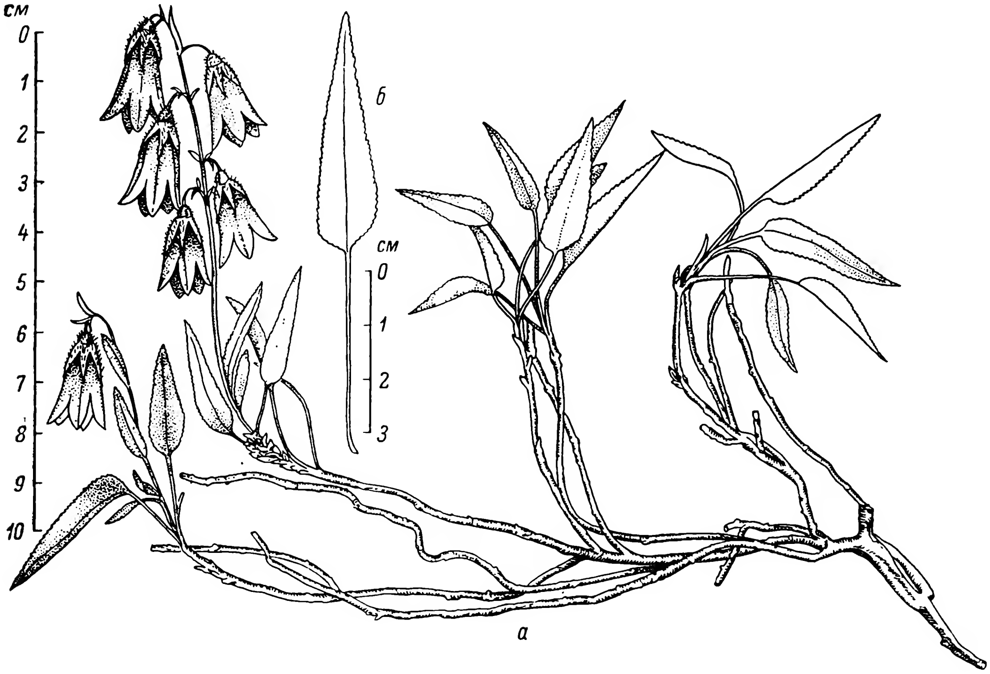
Паратипы (paratypi): Вост. Кавказ, Чечено-Ингушетия, верховья р. Тюалой, перевал Тебуло, на щебенистых местах, 3300—3350 м, 26 VIII 1971, В. Прима и М. Умаров; там же, верховья р. Кериго, у перевала Ваглбасах, на морене, у снежника, 2950—3000 м, 29 VII 1968, они же; там же, между отрогами горы Нархис-Куарта, на морене, 3200 м, 10 VIII 1971, В. Прима; там же, верховья р. Шаро-Аргун, сев.-зап. склоны горы Шаих-Корт, на морене, 3000 м, 27 VIII 1967, В. Прима и М. Умаров; там же, на морене, 2800 м, 3 VIII 1971, В. Прима; там же, верховья р. Даней Лам-хи, у перевала Камито, на морене, 3000 м, 1 IX 1968, В. Прима; там же, 3100 м, 13 VIII 1969, он же.

Родство. От наиболее близкого вида — *R. crassifolius* (Rupr.) Grossh. хорошо отличается бóльшим числом лепестков (10—15, а не 5).

Обитает в верхнеальпийской полосе на моренах, щебенистых склонах, у тающих снегов на высоте от 2800 до 3400 м над ур. м.

Campanula galushkoi Prima sp. nov. (sect. *Cordifolia* (Fomin) Char.) — Perennis, multicaulis. Rhizoma ramosum surculos apice residuis petiolorum

emarcidorum tectos emittens. Caules adscendentes, (5) 10—15 cm lg., simplices, tenues, plus minusve dense pubescentes, parce foliosi, in racemos abeuntes. Folia radicalia triangularia ovata vel oblongo-ovata 2—4.5 cm lg. et 8—10 (15) mm lt. cum petiolo 4—8 cm lg., apice attenuata et acuta, basi asymmetrici-rotundata vel asymmetrici-truncata interdum cuneata, ad margines minute crenato-dentata, untrinque pilis albis brevibus tecta, glaucescens; folia caulina lanceolata cum petiolo circa 3—3.5 cm lg.; superiora — sessilia, lanceolata vel linearia, 1—2 cm lg.; petioli puberuli. Flores in numero (1) 2—3 (5) nutantes, pedicellati; pedicelli 3—5 mm lg., raro 1 cm lg. Calyx piriformis, cum dentibus 7—9 (11) mm lg. pubescens; calycis dentes oblongo-lanceolati, apice plus minusve hamati. Corolla 1.5—2 cm lg., cyaneo-violacea. Fl. VII—VIII (Fig.).



Campanula galushkoi Prima.

а — внешний вид растения; *б* — прикорневой лист (по экземпляру: Вост. Кавказ, Дагестан, окрестности сел. Куруш, гора Базардюзю, на щебнистых склонах, 3050 м, 30 VII 1970, цв., В. М. Прима, изотип!).

Typus: Caucasus orientalis, Daghestania, prope pagum Kurusch, in monte Bazar-djusi, in declivibus schistosis, 3050 m s. m., 30 VII 1970, fl., V. Prima. (LE).

Affinitas. Affinis est *C. collinae* Bieb. et *C. nefedovii* Galushko. A *C. collina* surculis, foliis minoribus, floris 1.5—2 cm lg. (non circa 3 cm lg.), dentibus calycinis plus minusve hamatis, a *C. nefedovii* — folliis 2—4.5 cm lg. (non 5—10 cm lg.), caulibus, folliis, petiolis et calycis pubescentibus atque corollis majoribus (1.5—2 cm lg., non 1.2—1.8 cm lg.) differt.

Растение многолетнее, многостебельное. Корневище у верхушки ветвистое и выпускающее многочисленные бесплодные побеги с розетками листьев, в верхней части покрытые остатками отмерших черешков. Стебли восходящие, простые (5) 10—15 см выс., б. м. густо опушенные, слабо олиственные, заканчивающиеся кистевидными соцветиями. Прикорневые листья продолговато-яйцевидные или узко треугольно-яйцевидные, 2—4.5 см дл., 8—10 (15) мм шир., вместе с черешком 4—8 см дл., к верхушке оттянутые, островатые, при основании неравнобоко округленные или обрубленные, иногда клиновидные, по краю мелко-городчато-зубчатые, с обеих сторон покрытые белыми короткими волосками, сизоватые. Стеблевые листья ланцетные, вместе с черешком 3—3.5 см дл.,

верхние — сидячие, ланцетные или линейные 1—2 см дл. Цветки в числе (1) 2—3 (5), поникающие, с цветоножками 3—5 мм дл., редко до 1 см дл. Чашечка грушевидная, вместе с продолговато-ланцетными, на верхушке б. м. крючковидно изогнутыми зубцами 7—9 (11) мм дл., опушенная. Венчик 1.5—2 см дл., сине-фиолетовый, голый. Цв. VII—VIII (см. рисунок).

Тип: Вост. Кавказ, Дагестан, окрестности сел. Куруш, гора Базардюзю, на щебенистых склонах, 3050 м, 30 VII 1970, цв., В. М. Прима.

Паратипы (paratypi): Дагестан, в 6—7 км юго-зап. сел. Куруш, отрог горы Несиндаг, 3050 м, на морене, 18 VIII 1971, В. М. Прима; Азербайджан, верховья р. Карачай, сев. отрог горы Бабадаг, на каменисто-щебенистых склонах, 3150 м, 21 VI 1971, он же.

Родство. Близок к *C. collina* Bieb. и *C. nefedovii* Galushko.

От *C. collina* он хорошо отличается разветвленным корневищем (каудексом), формой и размером листьев, цветками 1.5-2 см дл. (не около 3 см дл.) и слабо крючковидно изогнутыми зубцами чашечки; от *C. nefedovii* — листьями 2—4.5 см дл. (не 5—10 см дл.), опушенными стеблями, черешками, листьями и чашечкой, а также более крупным венчиком.

Обитает на моренах, щебенистых местах, малоподвижных осыпях в альпийском поясе.

Вид назван в честь неутомимого исследователя флоры Кавказа А. И. Галушко.

Чечено-Ингушский
государственный университет,
г. Грозный.

Получено 6 II 1973.

УДК (235.216)576.16 : 582.893

М. Г. Пименов

ДВА НОВЫХ ВИДА РОДА *SESELI* L. ИЗ ТЯНЬ-ШАНЯ

M. G. PIMENOV. TWO NEW SPECIES OF THE *SESELI* L. GENUS FROM TIEN-SHAN

Во время экспедиционных работ в Средней Азии нам удалось найти в Тянь-Шане два ранее не описанных вида рода *Seseli* L. из родства *S. fasciculatum* Korov. Один из них собран в долине р. Кокомерен (центральный Тянь-Шань), другой — в долине р. Чаткал (западный Тянь-Шань), оба — на территории Киргизии.

Seseli luteolum M. Pimen. sp. nov. — Planta perennis polycarpica, radice palari et caulorrhiza ramosa, lignosa, residuis petiolorum foliorum emarcidorum obtecta. Caules numerosi, 40—60 cm alt., rigidi, virgati, in parte inferiore glabri, in parte superiore breviter pubescentes, solidi, teretes, costis inconspicuis, in parte media et suprema ramosi. Folia plerumque radicalia, pinnatisecta, ambitu lanceolata vel anguste lanceolata, 10—15 cm long., vaginis angustis, amplexicaulibus, margine membranaceis. Petioli lamina breviores, pubescentes, transverse subtriangulati, solidi, a latere adaxiali late emarginati, collenchymate angulari et fasciculis conductoriis collateralibus periphericis hinc inde praediti. Lobi primarii foliorum sessiles, in lacinias lineari-lanceolatas, apice leviter acuminatas, pubescentes, 0.5—1 cm long., 0.3 cm lt. profunde dissecti, in parte terminali foliorum indivisi, laciniis ultimis conformes. Folia caulina petiolis abbreviatis et laminis minus dissectis. folia superiora diminuta. Umbellae terminales 1.5—2.5 cm in diam., 4—6-radiatae, radiis setulosis, involucro nullo, laterales eis conformes sed minores. Umbellulae 15—20-florae, 0.7—0.9 cm in diam., involucellis 10—15-phyllis, foliolis lanceolatis, acuminatis, basi subconnatis. Pedicelli fructibus duplo-triplo breviores, puberuli. Flores fructusque interdum subsessiles. Dentes calycini inconspicui. Petala

flavida, dorso puberula, apice incurvato, attenuato. Fructus ambitu ovati, 2—3 mm long. 1—1.5 mm lt., dense pubescentes. Stylopodium conicum, margine undulatum. Styli post anthesin patentes. Mericarpia sectione transversali leviter dorso compressa, jugis subinconspicuis. Vittae valleculares solitariae, intra mesocarpium sitae, commissurales duae, jugales nullae. Endospermium a facie commissurali planum.

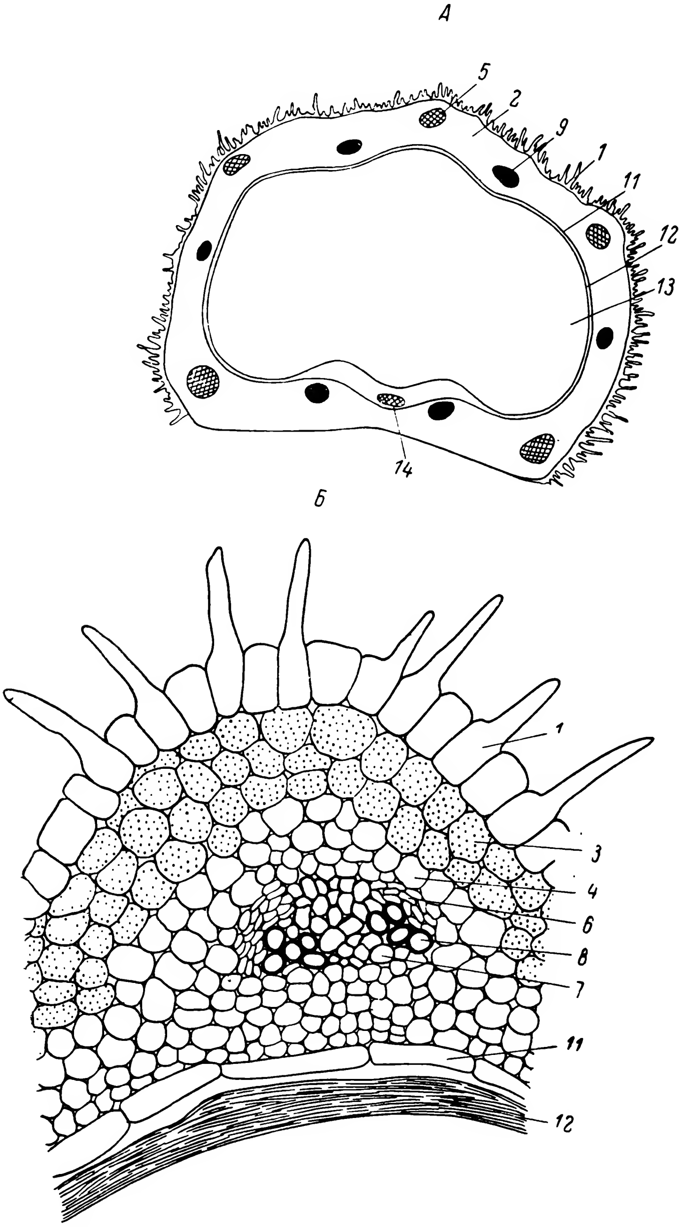


Рис. 1. Поперечный срез мерикарпия *Seseli luteolum* M. Pimen.

А — схема; *Б* — фрагмент. Обозначения к рис. 1 и 2: *1* — экзокарп; *2* — мезокарп; *3* — хлоренхима мезокарпа; *4* — основная паренхима мезокарпа; *5* — проводящие пучки; *6* — флоэма; *7* — склеренхима проводящего пучка; *8* — сосуды ксилемы; *9* — ложбиночные секреторные канальцы; *10* — реберные секреторные канальцы; *11* — эндокарп; *12* — эпитегма; *13* — эндосперм; *14* — проводящий пучок фуникулуса; *15* — коммиссуральная склеренхима.

Typus: Kirghizia, Tian-Schan centralis, in valle fl. Kokomeren, infra pagum Ksyl-oi, in declivibus lapidosis. 24 VII 1970. n° 807. M. Pimenov et K. Borjaev (fr. immat.); ibidem, 30 VI 1971. n° 1038. M. Pimenov (fl.) In Herb. Inst. Bot. Acad. Sci. URSS (LE) conservatur.

Paratypi: Ц. Тянь-Шань: долина р. Алабуги, полынная степь. 4 VIII 1908. № 1738. Р. Ю. Рожевиц (LE); Нарынский р-н, пер. Абобель, пестроцветные песчаники с гипсом. 3 IX 1926. № 1163. Р. И. Аболин (LE); там же, р. Оттук, озерные отложения. 8 IX 1926, № 1238. Р. И. Аболин (LE); Туркестан, р. Уюнкур-су, по каменистым склонам. 15 VIII 1895. № 3128. С. И. Коржинский (LE); Тогустороуский р-н, басс. р. Молдотоо, окрестности к. Ирису. 1 VIII 1946. Л. И. Попова (FRU).

Affinitas: Species nostra *S. fasciculato* Korov. affinis, sed petalis flavidis (nec albis), umbellis non involucratis, dentibus calycinis obsoletis et forma laciniarum ultimarum folii distat.

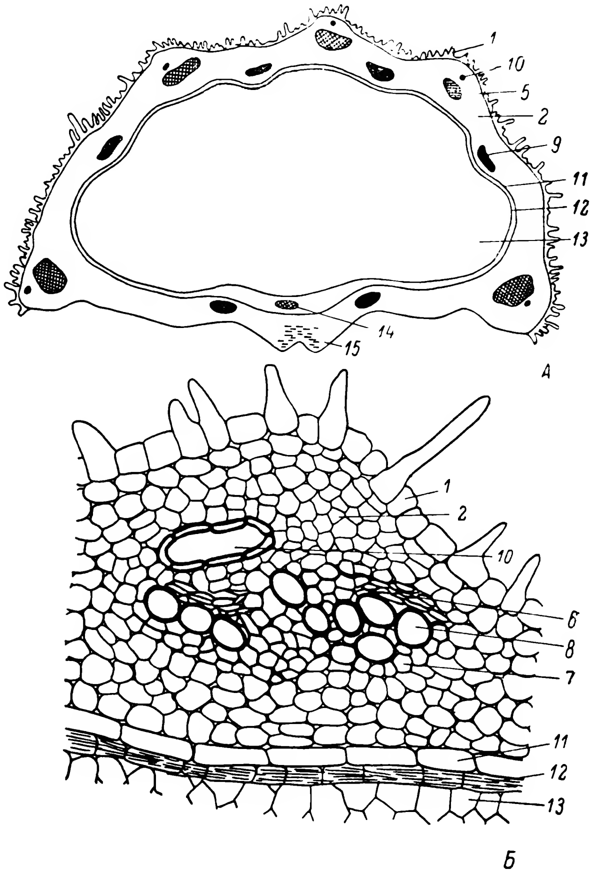


Рис. 2. Поперечный срез мерикарпия *Seseli tenellum* M. Pimen.

А — схема; *Б* — фрагмент. Обозначения те же, что на рис. 1.

Habitat: systema fl. Naryn, in vallibus fl. Alabuga, Ottuk, Moldotoo, Ujunkur, Kokomeren, Naryn.

Seseli tenellum M. Pimen. sp. nov. — Planta perennis polycarpica radice palari et caulorrhiza ramosa. Caules tenues (basi 0.3 cm in diam.), ecostati, striis tenuibus longitudinalibus, rubentibus donati, in parte inferiore scabridi, in parte superiore glabri, apice pauciramosi, ramis tenuibus, elongatis, ca. 15 cm long., inflorescentiam corymbosam laxam formantibus. Folia plerumque radicalia, gracilia, glabriuscula, pinnatisecta. Petioli lamina subbreviores, scabrelli, a latere adaxiali emarginati, collenchymate angulari et fasciculis conductoriis collateralibus periphericis praediti. Lobi primarii foliorum in lacinias glabras angustas, 5—10 mm long., 1 mm lt. profunde pinnatisecti. Vaginae angustae, margine membranaceae. Folia caulina foliis radicalibus similes sed laminis ninus dissectis et petiolis abbreviatis. Umbellae 2—3.5 cm in diam., involucro nullo, radiis 3—7, glabris vel subglabris, 1—2 cm long. Umbellulae minutae, fructificatione

0.6—1.2 cm in diam., involucellis 6—10-phyllis, foliolis lanceolatis, basi connatis, apice mucronatis, rubescentibus. Pedicelli breves, 2—3 mm long., puberuli. Dentes calycini inconspicui. Petala alba, apice incurva et attenuata. Stylopodium plano-conicum, margine undulatum. Styli tenues, divergentes. Fructus dense puberuli. Mericarpia sectione transversali dorso compressa, jugis dorsalibus et marginalibus aequalibus, leviter prominentibus, dorso pilis brevibus dense tecta. Cellulae mesocarpii lignescentes, fissuratim porosae, commissurales etiam lignescentes, sclerenchymatosae. Vittae valleculares et jugales solitariae, commissurales duae. Endospermium a latere commissurali planum, dorso leviter ruminatum.

Typus: Kirghizia, Tian-Schan occidentalis, in valle fl. Chatkal infra pag. Jangi-basar, saxa et declivia lapidosa adversum ostium fl. Ters. 1 VIII 1970. n° 998. M. Pimenov. In Herb. Inst. Bot. Acad. Sci. URSS (LE) conservatur.

Affinitas: Species haec e *S. fasciculato* Korov., cui proxima est, petiolis et laminis foliorum tenellis, subglabris et umbellis non involucratis differt.

E loco unico tantum cognita.

Некоторые особенности строения плодов описанных видов представлены на рис. 1 и 2.

За проверку диагнозов автор глубоко признателен М. Э. Кирпичникову.

Всесоюзный
научно-исследовательский институт
лекарственных растений,
п/о ВИЛАР, Московская область.

Получено 14 VI 1972.

УДК 576.16 : 582.949.2 (477.75)

В. Н. Гладкова

НОВЫЙ ВИД РОДА *AJUGA* L. ИЗ КРЫМА

V. N. GLADKOVA. NEW SPECIES OF THE GENUS *AJUGA* L. FROM CRIMEA

На территории европейской части СССР ряд авторов (Шостенко-Десятова, 1940; Письяукова, 1954; Клоков, 1960) различают 2 близких вида рода *Ajuga* L. секции *Chamaepitys* Benth.: *A. chia* Schreb. и *A. pseudochia* Schost. Эти 2 вида различаются указанными авторами в основном по степени и характеру опушения. Стебель *A. chia* кругом опушен оттопыренными волосками, чашечка по всей длине волосистая. Стебель *A. pseudochia* опушен прижатыми короткими волосками только по двум противоположным сторонам и рассеянно опушен оттопыренными членистыми волосками; чашечка опушена только под зубцами.

Просматривая гербарные материалы по этим видам в связи с обработкой рода *Ajuga* для «Флоры европейской части СССР», мы обратили внимание на приуроченность сильно опушенных растений к восточному Крыму (Феодосия, Судак, Старый Крым до Белогорска и Симферополя). При внимательном изучении оказалось также, что все экземпляры из восточного Крыма отличаются не только сильно развитым опушением всех частей, но и особым характером этого опушения, состоящего из волосков 2 типов: длинных мягких, почти паутинистых и большого количества железистых волосков с мелкими железками. Не было сомнения, что восточнокрымская раса представляет собой нечто особое, на что было обращено внимание также автором обработки рода *Ajuga* во «Флоре СССР» В. В. Письяуковой, считавшей, однако, именно эту расу типичной *A. chia*. Просмотр гербарного материала по *A. chia*, хранящегося в гербарии Ботанического института АН СССР показал, что железистое опушение не характерно для нее, и хотя образцы из Греции (*A. chia* описана с о. Хиос, Греция) отличаются мягким густым опушением, подобным опушению восточнокрымской расы, но железистость им также не свойственна. Был выписан материал по *A. chia* из гербария Шребера, хранящегося в государственных ботанических коллекциях г. Мюнхена, в том числе 1 экземпляр с о. Хиос (Chios, Tournefort). Все присланные экземпляры отличались рассеянным жестковатым опушением и полным отсутствием железок. Эти экземпляры не соответствовали сложившемуся представлению об *A. chia* как о сильно опушенных растениях и не были ни в коей мере идентичны восточнокрымской расе, которую мы считаем необходимым выделить в особый вид, *A. mollis* Gladk. Мы приводим его описание.

Ajuga mollis Gladk. sp. nov. — Planta perennis, molliter pilosa. Caules numerosi, erecti vel adscendentes, pilis densis longis et glandulis stipitatis obsiti. Folia basalia apice triloba vel dentata vel interdum integerrima; caulina — triloba vel tripartita, lobis linearibus integris; omnia — pilosa et ad margines glandulosa. Verticillastri biflori. Flores folia floralia aequantes vel superantes. Calyx campanulatus pilosus et glandulosus, 5-dentatus, dentibus aequalibus vel dente supremo caeteris breviore. Corolla flava, violaceo-maculata, 20—25 mm longa. Labium superius brevis haud profunde bilobum; inferum — extus pubescens, trifidum, laciniis lateralibus oblongis, lacinia media obovata apice sinuata. Corollae tubus extus intusque pilosus. Stamina exserta, filamenta pilosa. Nuculae elongatae, 2.5—3.0 mm longae, transverse-rugosae apice reticulatae. Floret V—VIII.

Habitat in steppis ad declivitatem calcaream.

Typus: Tauria, prope oppidum Sudak, sinus Capselensis, in steppis, 30 VII (VIII) 1939, № 86, leg. A. I. Pojarkova (LE).

Affinitas. Proxima *Ajugae chia*, a qua differt pubescentia mollis et densa, e pilis longis et glandulis stipitatis in partibus omnibus dispositis constante.

Многолетник. Стебли многочисленные, прямостоячие или приподнимающиеся, густо опушенные мягкими длинными волосками, смешанными с мелкими стебельчатыми железками. Нижние листья на верхушке трехлопастные или зубчатые или цельные, верхние трехлопастные или глубоко трехраздельные, с линейными цельнокрайными долями, все листья опушены длинными волосками, по краю железистые. Ложные мутовки двухцветковые. Цветки равны прицветным листьям или превосходят их. Чашечка с 5 равными зубцами или верхний зубец короче остальных, колокольчатая, около 5 мм длины, волосистая, железистая. Венчик желтый, с фиолетовыми пятнами, 20—25 мм длины. Верхняя губа короткая, слабо двулопастная, нижняя губа снаружи опушенная, трехраздельная, боковые лопасти продолговатые, средняя лопасть обратнояйцевидная, с выемкой на верхушке. Трубка венчика снаружи и внутри волосистая. Тычинки выставляющиеся из трубки венчика, тычиночные нити волосистые. Эремы удлиненные, 2.5—3 мм длины, поперечно-морщинистые, на верхушке сетчатые. Цветет с мая до августа. Растет в степях, на известняковых и степных склонах.

Тип: Крым, Судак, Капсельская бухта, степь, 30 VIII 1939, № 86, А. И. Пояркова (LE).

Паратипы (paratypi). Крым: южные известковые склоны близ Куртлука, 19 V 1905, Н. А. Буш; южные склоны у Малбая, 19 V 1905, он же; Туак×Судак, на сланцевых склонах, 23 VI 1907, А. Криштофович; Коктебель, болото и степные склоны по дороге к нему, 30 VI 1912, В. Траншель; Судак, вершина горы Алчакая, 12 VI 1914, он же; Симферопольский р-н, окр. Симферополя, близ Татайкоя, 1 VI 1926, он же; Судак, 7 VI 1959, Л. А. Куприянова, Л. А. Алёшина; Судакский р-н, щебнистое степное плато над ветвями оврага, к сев.-зап. от пос. Уютное, 12 VIII 1960, Н. Н. Цвелев.

Родство. Родственна *A. chia*, от которой отличается густым мягким опушением из длинных волосков и наличием большого количества стебельчатых железок на всех частях растения.

Исследования И. Н. Ининой (1968) показали что восточнокрымские растения, которые были отнесены ею к *A. chia*, отличаются от близких видов этой секции и по анатомическому строению околоплодника: стенки клеток эндокарпия у них одревесневают и имеют хорошо выраженные округлые поры, оболочки всех клеток неравномерно утолщаются; между тем у близких видов этой секции стенки клеток эндокарпия утолщаются только со стороны площадки прикрепления плода или же со спинной стороны чередуются с тонкостенными клетками.

Выделив восточнокрымскую расу как самостоятельный вид, мы не сочли возможным различать на нашей территории в пределах *A. chia* еще 2 вида по степени опушения. Все гербарные экземпляры *A. chia*, будучи всегда в большей степени опушены по двум противоположным граням стебля, варьируют по количеству членистых оттопыренных волосков на стебле. Но такие различия вполне укладываются в рамки внутривидовой изменчивости. Вариабельность по опушению, так же как по сближенности или расставленности мутовок соцветий, встречается у *A. chia* в пределах всего ее ареала. Аналогичную изменчивость мы можем проследить и у *A. chamaepitys* и у других близких видов.

ЛИТЕРАТУРА

Инина И. Н. (1968). Значение анатомии околоплодника для систематики. Род *Ajuga* L. (сем. *Labiatae* Juss.). Автореф. дисс. — Клоков М. В. (1960). Род *Ajuga* L. Флора УССР, IX. — Письяукова В. В. (1954). Род *Ajuga* L. Флора СССР, XX. — Шостенко-Десятова Н. А. (1940). К систематике украинских губоцветных. Бот. мат. герб. БИН АН СССР, 8, 9.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 27 VI 1973.

СООБЩЕНИЯ

УКК 58.035 : 581.135 : 58 (571.651.8)

Т. В. Герасименко и Л. И. Китсинг

ЗАВИСИМОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ ОТ ИНТЕНСИВНОСТИ ОСВЕЩЕНИЯ

T. V. GERASIMENKO AND L. I. KITSING. THE DEPENDENCE OF PHOTOSYNTHESIS IN SOME WRANGEL ISLAND PLANTS ON ILLUMINATION INTENSITY

В статье приводятся результаты изучения световой зависимости потенциальной интенсивности фотосинтеза у растений о. Врангеля от интенсивности освещения и ФАР в естественных условиях произрастания растений. Показано, что растения о. Врангеля имеют световые кривые трех типов: без насыщения, с тенденцией к насыщению и с четко выраженным плато насыщения. Представленные данные свидетельствуют о высоком потенциальном светолюбии большинства исследованных видов, лишь некоторые виды по характеру световой кривой можно считать теневыносливыми.

В естественных условиях фотосинтез растений зависит от комплекса факторов (свет, температура, концентрация углекислоты, водообеспеченность и т. д.). Их количественное сочетание претерпевает изменения как в течение суток, так и на протяжении периода вегетации растений. Эффект воздействия комплекса факторов прослеживается в суточных и сезонных изменениях фотосинтеза. Наряду с этим большое место в эколого-физиологических исследованиях фотосинтеза отводится выяснению влияния какого-либо одного фактора в широком диапазоне его значений при постоянном заданном уровне всех остальных. Такого рода данные позволяют провести сравнительные исследования активности фотосинтетического аппарата разных видов растений, помогают объяснить характер суточных и сезонных изменений фотосинтеза в природных условиях.

В круг разрабатываемых нами вопросов входило исследование суточной и сезонной динамики фотосинтеза и экспериментальное изучение влияния ведущих факторов (свет, температура) на фотосинтез растений Арктики. В настоящей работе приводятся данные о зависимости интенсивности фотосинтеза от освещенности у растений, обитающих в арктической подзоне тундр о. Врангеля.

В литературе еще очень мало сведений об отношении растений Крайнего Севера к свету; в подзоне арктических тундр такого рода исследования вообще не проводились. Первые данные о зависимости видимого фотосинтеза от освещенности для арктических растений были получены Мюллером (Müller, 1928) в Западной Гренландии. Этот автор, а позднее также Уаджер (Wager, 1941) показали что характер световой кривой фотосинтеза зависит от температуры. В их работах указывается на низкое положение светового компенсационного пункта при температуре около 0°. Поэтому они предположили, что при полярном дне и низкой температуре растения могут ассимилировать углекислоту почти круглосуточно. Необходимо также упомянуть работы Муни и Билингса (Mooney, Billings, 1961; Billings, Mooney, 1968), посвященные сравнительному анализу зависимости фотосинтеза от того или иного фактора у растений, выращенных из семян альпийских и арктических рас *Oxyria digyna* и *Thalictrum alpinum*. Результаты исследований этих авторов говорят о большей теневыносливости арктических рас по сравнению с альпийскими. Судя по их данным, фотосинтез у *Oxyria digyna* начинает насыщаться светом при 10—12 тыс. лк. Недавно появилась работа Тизцена (Tieszen, 1970), в которой приводятся результаты определения зависимости фотосинтеза от температуры и освещенности растений мыса Барроу на Аляске. Согласно этим данным,видимый фотосинтез у *Carex aquatilis* и *Dupontia fisheri* насыщается светом при 20 тыс. лк. У *Alopecurus alpinus* и *Arctagrostis latifolia* при освещенности около 30 тыс. лк лишь намечается выход световой кривой на плато. На Западном Таймыре В. М. Швецовой (1971) были получены световые кривые потенциальной интенсивности фотосинтеза 10 видов растений, причем для трех из них определены также световые кривые наблюдаемого фотосинтеза. Автор отмечает низкое положение светового компенсационного пункта. Наблюдаемый фотосинтез таймырских растений насыщается светом при 10—40% от полного солнечного, что указывает на хорошую приспособленность фотосинтетического аппарата растений к низкой освещенности. В то же время полученные Швецовой световые кривые потенциальной интенсивности фотосинтеза говорят о высоком потенциальном светолюбии большинства изученных видов. К сожалению, преобладание на Западном Таймыре облачной погоды не позволило автору выяснить световую зависимость фотосинтеза в области высоких интенсивностей света. Поэтому на основе ее данных иногда можно лишь предполагать, каков будет характер световой кривой в области высоких значений освещенности.

Наши исследования проводились летом 1972 г. в районе бухты Роджерса (71° с. ш., 178° з. д.). Зависимость интенсивности фотосинтеза от освещенности определялась радиометрическим методом (Вознесенский и др., 1965) при повышенных концентрациях радиоактивной углекислоты — 0.5—1.0%. Лишь в одном случае была получена также световая кривая интенсивности наблюдаемого фотосинтеза с помощью кондуктометрического прибора (Вознесенский, 1971). Для экспериментов использовалась модификация камеры-клина с набором нейтральных светофильтров (Семененко, 1957; Чмора и Оя, 1967а). Применяемая нами камера снабжена вентилятором для выравнивания концентрации углекислоты в разных ее частях. Экспозиция составляла 10 минут, повторность опытов двухкратная. Освещенность измерялась люксметром Ю-16, фотосинтетически активная радиация (ФАР) с помощью фитопиранометра конструкции Б. П. Козырева. Контроль за температурой листьев осуществлялся микроэлектротермометром АФИ.

Нами выяснена зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза от освещенности. Устранение такого важнейшего ограничивающего фактора, как низкая концентрация углекислоты, позволяет четко выяснить отношение фотосинтетического аппарата у различных видов растений к освещенности.

Имеющиеся в литературе сведения о зависимости фотосинтеза от света при разных концентрациях углекислоты показывают, что с ее увеличением фотосинтез насыщается светом более высокой интенсивности, а плато световой кривой поднимается на более высокий уровень (Рабинович, 1953; Gaastra, 1959; Zelitch, 1971; Хит, 1972). Это наглядно показано в одной из японских работ (Sawada, Saeki, 1969), где приводятся световые кривые фотосинтеза *Miscanthus sacchariflorus*, полученные при разных значениях концентрации CO_2. Видимо, при насыщающих концентрациях углекислоты световая кривая может быть надежным показателем потенциального светолюбия вида.

Для большинства растений о. Врангеля были получены две световые кривые потенциальной интенсивности фотосинтеза при различных значениях температуры, причем одна из них определена при температуре, лежащей в зоне температурного оптимума. В ряде работ показано, что характер световой кривой фотосинтеза зависит от температуры: при ее возрастании вплоть до оптимальных значений наблюдается поднятие уровня плато световой кривой, а фотосинтез насыщается светом более высокой интенсивности (Рабинович, 1953; Gaastra, 1959; Логинов и Насыров, 1967; Чмора и Оя, 1967б). В отдельных случаях с повышением температуры плато насыщения на световой кривой может вообще исчезнуть, т. е. кривая в значительной степени выпрямляется. Таким образом, световые кривые фотосинтеза растений о. Врангеля определены при насыщающей концентрации CO_2 и при оптимальной температуре, т. е. в условиях, когда интенсивность фотосинтеза не ограничивалась этими двумя важнейшими факторами.

Зависимость интенсивности фотосинтеза от освещенности выяснена у 14 видов высших растений, большинство которых широко распространено в основных типах тундр о. Врангеля. Среди них зимнезеленый шпалерный кустарничек *Dryas punctata* Juz.; травянистые многолетники из однодольных: *Alopecurus alpinus* Smith, *Eriophorum callitrix* Cham.; травянистые многолетники из двудольных: *Caltha arctica* R. Br., *Rumex arcticus* Trautv., *Potentilla hyparctica* Malté, *Saxifraga hirculus* L., *Astragalus umbellatus* Bunge, *Saussurea tilesii* Ledeb., *Artemisia furcata* M. B., *Nardosmia frigida* (L.) Hook. Среди двудольных травянистых многолетников объектами изучения были несколько видов с суккулентными листьями: *Claytonia arctica* Adams, *Rhodiola borealis* Boriss., *Lagotis minor* (Willd.) Standl.

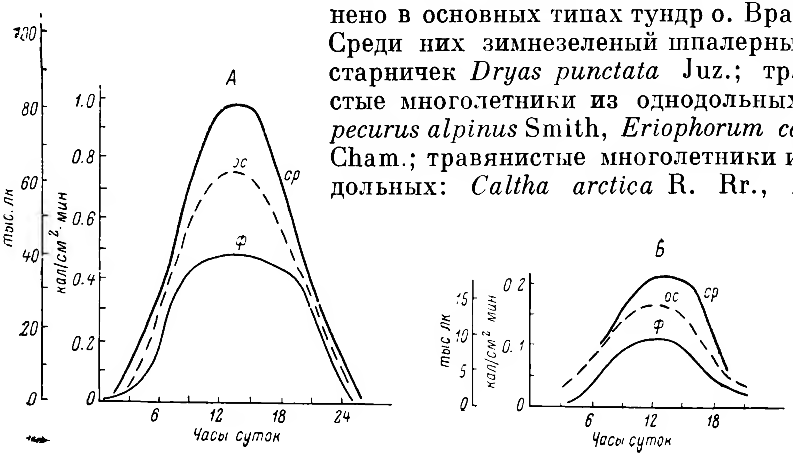


Рис. 1. Суточный ход суммарной радиации, ФАР и освещенности в кустарничково-разнотравной тундре о. Врангеля в ясный безоблачный день 1 VII 1972 (*А*) и в туманный день с низкой сплошной облачностью 17 VIII 1972 (*Б*).

ср — суммарная радиация (перпендикулярная поверхность); *ос* — освещенность (горизонтальная поверхность); *ф* — ФАР (перпендикулярная поверхность).

Растения о. Врангеля обитают в специфических условиях радиационного и светового режимов. Первые измерения солнечной радиации на о. Врангеля были проведены В. А. Березкиным (1929). Обобщение и анализ последующих многолетних наблюдений даны в монографии Н. Т. Черниговского и М. С. Маршуновой (1965). Своеобразие летних радиационных условий на о. Врангеля заключается в круглосуточной инсоляции, ее малой средней интенсивности и преобладании рассеянной радиации. Особенности радиационного режима в Арктике определяются в основном относительно низкими высотами солнца, необычайно высокой прозрачностью атмосферы и режимом облачности. На рис. 1 представлен суточный ход суммарной радиации и ФАР, приходящихся на перпендикулярную поверхность, а также ход освещенности в условиях о. Врангеля. Интенсивность суммарной радиации в отдельные ясные дни может достигать величин, которые при одинаковых высотах солнца отмечаются в умеренных широтах. Так, наибольшие значения суммарной радиации составляют на о. Врангеля 1.13 кал./см²·мин. и отмечаются в июне. На о. Врангеля преобладает облачная туманная погода. Так, например, летом в 1972 г. число дней с низкой сплошной облачностью составило в июне 22, в июле —

19, в августе — 20. В такую погоду интенсивность суммарной радиации не превышает 0.2—0.3 кал/см^2·мин.

Изучение режима освещенности на о. Врангеля летом 1971—1972 гг. показало, что наибольшие ее значения определенные для перпендикулярной поверхности, составляют 98—100 тыс. лк. Однако из-за низких высот солнца (не более 42°) горизонтальная поверхность тундры получает при ясной погоде не более 60 тыс. лк (рис. 1). Из-за преобладания низкой сплошной облачности интенсивность освещения на о. Врангеля чаще всего не превышает 15—40 тыс. лк.

В последние годы в экологических исследованиях большое внимание уделяется изучению режима ФАР. Для арктической тундры таких данных пока нет. Максимальная интенсивность ФАР, приходящейся на перпендикулярную поверхность, составляет в ясные безоблачные дни 0.46—0.52 кал/см^2·мин. Если учесть низкие высоты солнца, то горизонтальная поверхность тундры получает ФАР примерно в 2 раза меньше, поэтому огромное значение для светового режима растений разных местообитаний имеет уклон поверхности. В облачную погоду интенсивность ФАР на о. Врангеля не превышает 0.05—0.09 кал/см^2·мин. Определение нами коэффициента перехода от люксов к ФАР на о. Врангеля показало, что одному люксу соответствует примерно 0.52×10^{-5} кал/см^2·мин. Таким образом, растения о. Врангеля живут при световом режиме, который характеризуется круглосуточной инсоляцией с преобладанием рассеянной радиации, низкими интенсивностью ФАР и освещенностью. Однако в отдельные ясные дни в условиях арктической тундры о. Врангеля отмечаются высокие интенсивности радиации, величины которых сравнимы даже с более южными широтами.

На рис. 2 представлены световые кривые потенциальной интенсивности фотосинтеза растений о. Врангеля. Обычно кривую зависимости фотосинтеза от света характеризуют следующими показателями: компенсационный пункт, линейный участок, насыщающая интенсивность света и уровень плато насыщения (Рабинович, 1953; Ничипорович, 1955; Малкина и др., 1970; Хит, 1972). Важным показателем является освещенность, при которой достигается интенсивность фотосинтеза, равная половине максимальной, наблюдаемой на уровне плато. Линейный участок световой кривой — это область, где фотосинтез ограничивается светом, т. е. в данном диапазоне интенсивностей света скорость фотохимических реакций ниже скорости темновых процессов. Линейный участок кривой, угол ее наклона показывают степень использования растениями солнечной энергии в области низких интенсивностей света. Насыщающая величина света — это та освещенность, выше которой скорость фотосинтеза ограничивается уже не светом, а темновыми энзиматическими реакциями, поэтому на световой кривой возникает плато насыщения. Уровень плато световой кривой потенциальной интенсивности фотосинтеза соответствует максимальной скорости ассимиляции данного вида, если кривая получена при оптимальном значении температуры и наилучшем сочетании других факторов. Положение всех вышеперечисленных показателей зависит от концентрации углекислоты, температуры, водообеспеченности и условий, предшествующих определению световой кривой.

Полученные нами световые кривые потенциальной интенсивности фотосинтеза можно условно разделить на три группы. У видов первой группы (рис. 2, *I—IV*) световая кривая не имеет плато насыщения. Так, у *Lagotis minor*, *Rhodiola borealis*, *Rumex arcticus* и *Astragalus umbellatus* скорость ассимиляции CO_2 возрастает по мере повышения интенсивности освещения, а выход световой кривой на плато не наступает даже при максимальных для о. Врангеля значениях освещенности — 98—100 тыс. лк. Следовательно, у названных растений проявляется близкая к линейной зависимость скорости фотосинтеза от света на всем отрезке исследованных значений интенсивности освещения. У видов второй группы едва намечается выход световой кривой на плато насыщения, т. е. световые кривые имеют менее выраженный линейный характер.

Так, у *Saussurea tilesii* (*V*) и *Claytonia arctica* (*XI*) намечается перегиб световой кривой при освещенности около 80 тыс. лк, у *Nardosmia frigida* (*VII*) — при 60—70 тыс. лк. У *Potentilla hyparctica* (*XIII*) интенсивность фотосинтеза возрастает вплоть до 50 тыс. лк, при более высокой интенсивности освещения измерения фотосинтеза у этого вида не проводились.

Таким образом, первые две группы образуют виды с очень высоким потенциальным светолюбием. Первую группу видов можно сравнить с крайне светолюбивыми растениями Памира, которые обитают в условиях самой высокой освещенности на земном шаре (до 150 тыс. лк). Т. А. Глаголевой (1963) было показано, что некоторые виды растений Восточного Памира сохраняют линейный характер зависимости интенсивности фотосинтеза вплоть до полного солнечного освещения.

Остальные исследованные нами растения о. Врангеля (шесть видов) имеют световые кривые с четко выраженным плато насыщения. У *Caltha arctica* (*VI*) интенсивность фотосинтеза насыщается светом при 50—60 тыс. лк, у *Alopecurus alpinus* (*IX*), *Artemisia furcata* (*X*) и *Eriophorum callitrix* (*XII*) перегиб световой кривой и выход ее на плато насыщения наступает при освещенности около 30—40 тыс. лк. Интенсивность фотосинтеза у *Saxifraga hirculus* и *Dryas punctata* (*VIII*, *XIV*) насыщается светом при наиболее низких по сравнению с другими видами значениях освещенности (20—30 тыс. лк). Виды последней, третьей, группы можно считать теневыносливыми. Следует отметить, что фотосинтез насыщается при достаточно высокой освещенности и у многих видов последней группы.

Основные показатели, характеризующие зависимость фотосинтеза от освещенности у растений о. Врангеля

Группы	Вид	Освещенность, при которой интенсивность фотосинтеза составляет половину от максимума тыс. лк	Насыщающая интенсивность света тыс. лк	Максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза $\frac{мгCO_2}{г\ сух.\ веса \cdot час}$
I	*Lagotis minor*	33	98	114
	Rumex arcticus	38	98	121
	Rhodiola borealis	24	98	132
	Astragalus umbellatus	22	80	140
II	*Saussurea tilesii*	20	80	153
	Claytonia arctica	14	90	86
	Potentilla hyparctica	15	50	72
	Nardosmia frigida	14	60—70	101
III	*Caltha arctica*	8	50—60	182
	Saxifraga hirculus	6	20—30	57
	Alopecurus alpinus	8	40	78
	Artemisia furcata	10	30—40	79
	Dryas punctata	8	20	19
	Eriophorum callitrix	10	30—40	40

Наивысшие показатели максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза имеют в основном наиболее светолюбивые виды растений, вошедшие в первую и вторую группы (см. таблицу). В то же время некоторые виды третьей группы теневыносливых растений не уступают по максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза видам светолюбивым (см. таблицу) и самая высокая величина рассматриваемого показателя найдена у *Caltha arctica*. Следовательно, не всегда можно связать скорость ассимиляции углекислоты со степенью светолюбия данного вида. К такому же выводу пришла Глаголева (1963), анализируя результаты определения световой зависимости фотосинтеза у памирских растений.

Таблица дает представление об освещенности, при которой интенсивность фотосинтеза составляет половину от максимума, отмечаемого для

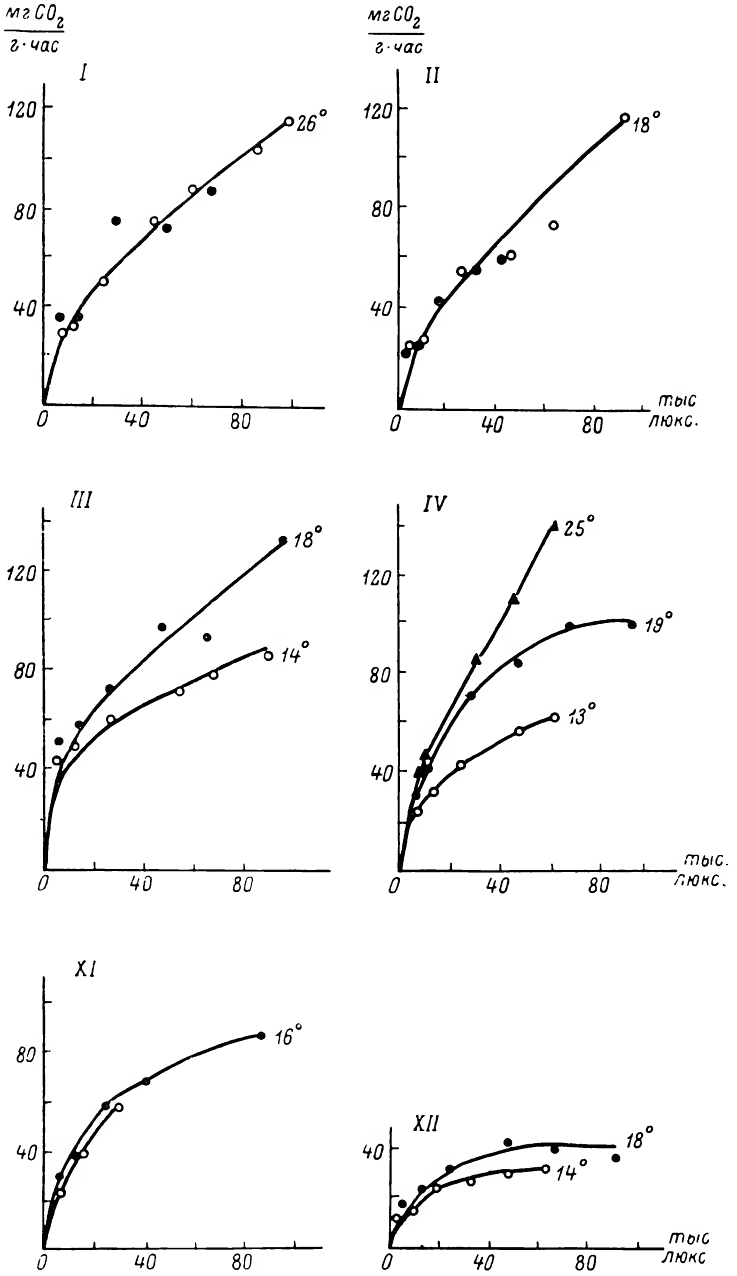


Рис. 2. Зависимость фотосинтеза от освещенности у некоторых растений о. Врангеля.

а — потенциальная интенсивность фотосинтеза при различных значениях температуры (различными кружками обозначены повторности опыта); *б* — интенсивность наблюдаемого фотосинтеза; *цифры* возле кривых — температура. *I* — *Lagotis minor*, 18 VII; *II* — *Rumex arcticus*, 6 VIII, *III* — *Rhodiola borealis*, 2 VIII; *IV* — *Astragalus umbellatus*, 20 VII; *V* — *Saussurea tilesii*, 18 VII; *VI* — *Caltha arctica*, 20 VII; *VII* — *Nardosmia frigida*, 18 VII; *VIII* — *Saxifraga hirculus*, 20 VII; *IX* — *Alopecurus alpinus*, 20 VII;

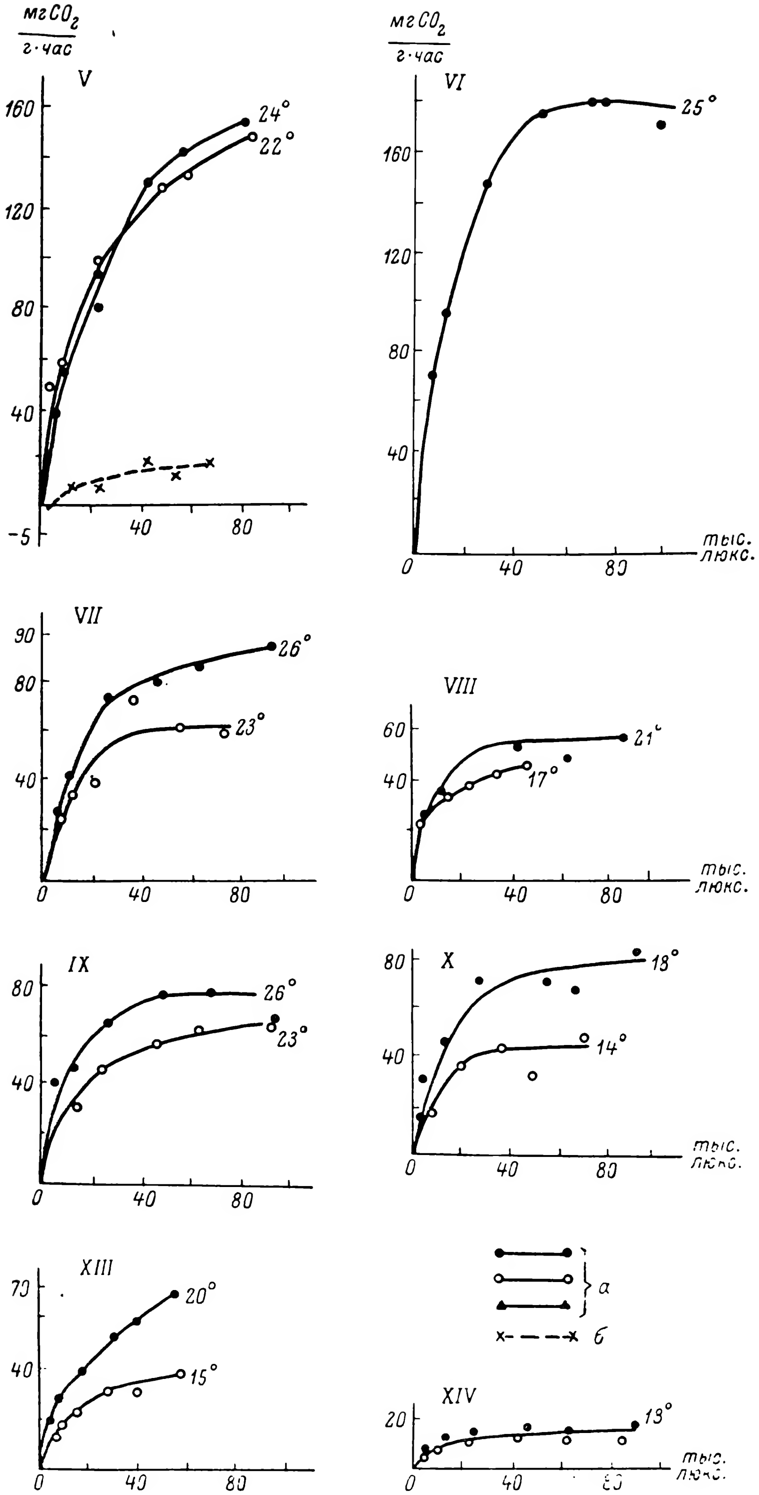


Рис. 2. (*продолжение*).

X — *Artemisia furcata*, 26 VII; *XI* — *Claytonia arctica*, 2 VIII; *XII* — *Eriophorum callitrix*, 6 VIII; *XIII* — *Potentilla hyparctica*, 18 VII; *XIV* — *Dryas punctata*, 20 VII.

каждого вида. У видов третьей группы уже при освещенности 6—10 тыс. лк скорость ассимиляции CO_2 достигает половины максимальной, наблюдаемой на уровне светового плато. Это свидетельствует об эффективном использовании солнечной энергии растениями в области низких интенсивностей света. У видов светолюбивых (первая группа) ассимиляция CO_2 достигает половины от максимальной при освещенности около 22—83 тыс. лк, а у видов второй группы — при 14—20 тыс. лк. Интересно, что половинная ассимиляция крайне светолюбивых памирских растений достигается примерно при 30—48 тыс. лк (Глаголева, 1963). Таким образом, на высокое светолюбие исследованных нами растений первой группы указывает не только отсутствие плато насыщения, но и угол наклона световой кривой. Для остальных растений о. Врангеля можно отметить высокую способность фотосинтетического аппарата использовать низкие интенсивности света (при оптимальной температуре). Виды третьей группы по углу наклона световой кривой можно считать теневыносливыми. Следует иметь в виду, что в естественных условиях обитания, когда преобладают низкие температуры, степень использования света фотосинтетическим аппаратом растений может быть значительно ниже.

Нами было показано (Герасименко, 1973), что температурный оптимум потенциальной интенсивности фотосинтеза у растений о. Врангеля находится при 20—30°. Световые кривые для большинства изученных растений о. Врангеля получены при двух (или трех) значениях температуры, одно из них лежит в зоне температурного оптимума. Как правило, с возрастанием температуры наблюдается повышение уровня плато световой кривой (рис. 2, *VII*, *IX*, *X*, *XII*), что согласуется с литературными данными (Gaastra, 1959; Логинов, Насыров, 1967; Чмора и Оя, 1967б). У *Astragalus umbellatus* — вида, для которого световые кривые получены при трех значениях температуры (13°, 19°, 25°), наблюдается не только возрастание интенсивности фотосинтеза с повышением температуры, но и выпрямление световой кривой. Правда, сравнивать эти три кривые между собой можно лишь условно, так как кривые *A. umbellatus* при температуре 13° и 19° определялись в 11 часов утра, а третья световая кривая (при 25°) получена в 14 часов. По данным С. Н. Чморы (1966), характер световой кривой даже одного и того же вида может значительно меняться в течение дня. Выпрямление световой кривой с увеличением температуры наблюдается также у *Potentilla hyparctica* (рис. 2, *XIV*).

Зависимость фотосинтеза от освещенности исследована нами при повышенных концентрациях углекислоты. Необходимо учитывать, что в этом случае интенсивность освещения оказывает бóльший эффект на фотосинтез, чем в обычном атмосферном воздухе с нормальным содержанием CO_2. При насыщающей концентрации CO_2 многие растения о. Врангеля обнаружили крайнее светолюбие. Однако это светолюбие может в разной степени реализоваться при нормальной концентрации углекислоты в воздухе. Опираясь на литературные данные, можно предположить, что при естественной концентрации CO_2 фотосинтез растений о. Врангеля будет насыщаться светом более низкой интенсивности. Световые кривые, полученные Л. Л. Тизценом на мысе Барроу, в районе, сходном по природным условиям с о. Врангеля, свидетельствуют о более или менее высоком светолюбии некоторых обитающих там видов растений (Tieszen, 1970). Судя по его данным, световое насыщение интенсивности наблюдаемого фотосинтеза наступает у одних видов при 20—30 тыс. лк, а у других при 30 тыс. лк еще нет перегиба световой кривой.

В каждую из условно выделенных нами групп входят виды, которые далеко стоят друг от друга в филогенетическом отношении. Не удается также связать зависимость интенсивности фотосинтеза от света с условиями произрастания растений. В арктической тундре растения, как правило, не затеняют друг друга. Листовой индекс у многих изученных нами видов близок к 1 (*Nardosmia frigida*, *Lagotis minor*, *Caltha arctica*). У некоторых растений наблюдается частичное затенение верхними листьями нижних (*Dryas punctata*, *Claytonia arctica*). Однако это не удается связать с характером световых кривых фотосинтеза. Так, в группу наиболее светолюбивых вошли и *Lagotis minor*, у которого листья в естественных условиях не затеняются, и *Astragalus umbellatus*, вид, для которого характерно затенение верхними листьями нижних.

Исследованные нами растения о. Врангеля являются в большинстве арктическими и аркто-альпийскими видами, которые на протяжении своей истории обитали и обитают на открытых пространствах. Возможно, это является причиной относительно высокого потенциального светолюбия изученных нами растений о. Врангеля. В то же время виды, обитающие в одинаковых условиях арктической тундры, имеют разный характер зависимости фотосинтеза от освещенности, отличаются по величине светового насыщения. Возможно, что различие в световой зависимости фотосинтеза у видов разных групп определяется эволюционно обусловленными свойствами и отражает различие в активности их фотосинтетического аппарата.

Итак, приведенные данные говорят о высоком потенциальном светолюбии большинства исследованных растений арктической тундры о. Врангеля. У одних видов потенциальная интенсивность фотосинтеза не насыщается светом даже при максимальных для о. Врангеля значениях освещенности, у других насыщение наступает лишь при высоких ее значениях. Лишь у нескольких видов потенциальная интенсивность фотосинтеза насыщается светом при 20—30 тыс. лк. Преобладание на о. Врангеля облачной туманной погоды, когда отмечаются низкие значения освещенности, существенно ограничивает потенциальную интенсивность фотосинтеза растений, обитающих в этом районе.

В заключение выражаем благодарность нашим научным руководителям О. В. Заленскому и Б. А. Тихомирову, а также В. Л. Вознесенскому и М. М. Пономаревой за ценные советы и всестороннюю помощь, И. В. Брызгаловой и Т. М. Королевой — за помощь при проведении полевых работ

ЛИТЕРАТУРА

Березкин В. А. (1929). Актинометрические наблюдения на о. Врангеля в августе 1929 г. Метеорол. вестн., 9—12. — Вознесенский В. Л. (1971). Кондуктометрический прибор для измерения фотосинтеза и дыхания растений в полевых условиях. — Вознесенский В. Л., О. В. Заленский и О. А. Семихатова. (1965). Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. — Герасименко Т. В. (1973). Зависимость фотосинтеза от температуры у растений тундр о. Врангеля. Бот. ж., 58, 4. — Глаголева Т. А. (1963). Зависимость фотосинтеза памирских растений от интенсивности освещения. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 16. — Логинов М. А. и Ю. С. Насыров. (1967). Зависимость световых кривых фотосинтеза хлопчатника от температуры. В сб.: Исследования по фотосинтезу, Душанбе. — Любименко В. Н. (1935). Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. — Люндегорд Г. (1937). Влияние климата и почвы на жизнь растений. — Малкина И. С., Ю. Л. Цельникер и А. М. Якшина. (1970). Фотосинтез и дыхание подроста. — Ничипорович А. А. (1955). Световое и углеродное питание растений (фотосинтез). — Рабинович Е. (1953). Фотосинтез, 2. — Семененко В. Е. (1957). Камера с нейтральным оптическим ступенчатым клином для снятия световых кривых фотосинтеза. Физиол. раст., 4, 5. — Хит О. (1972). Фотосинтез (физиологический аспект). — Черниговский Н. Т. и М. С. Маршунова. (1965). Климат Советской Арктики (радиационный режим). — Чмора С. Н. (1966). Световые кривые фотосинтеза в посеве кукурузы. В сб.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. — Чмора С. Н. и В. М. Оя. (1967а). Измерение световых кривых фотосинтеза радиометрическим методом с применением камеры-клина. Физиол. раст., 14, 1. — Чмора С. Н. и В. М. Оя. (1967б). Изучение температурной зависимости фотосинтеза листа. Физиол. раст., 14, 4. — Швецова В. М. (1971). Зависимость фотосинтеза некоторых растений Западного Таймыра от интенсивности освещения. Бот. ж., 56, 5. — Billings W. D., H. A. Mooney. (1968). The ecology of arctic and alpine plants. Biol. Rev., 43. — Gaastra P. (1959). Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion. Med. Landb. Wageningen, 59 (13). — Mooney H. A., D. Billings. (1961). Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations of *Oxyria digyna*. Ecol. Monogr., 31. — Müller D. (1928). Die Kohlensäureassimilation bei arctischen Pflanzen und Abhändigkeit der Assimilation von der Temperatur. Planta, 6. — Sawada S., T. Saeki. (1969). Some photosynthesis characters of *Miscanthus sacchariflorus*. Photosynthesis and utilization of solar energy, Tokyo. — Tieszen L. L. (1970). A report on the photosynthesis and primary production projects at the Barrow intensive site. Augustiana College, South Dakota. — Wager H. G. (1941). On the respiration and carbon assimilation rates of some arctic plants as related to temperature. New phytologist, 40. — Zelitch J. (1971). Photosynthesis, photorespiration and Plant Productivity.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 14 VIII 1973.

УДК 581.5 : 581.524.44 (571.56)

Г. В. Шведчиков

К ЭКОЛОГИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ С *ARCTOPHILA FULVA* В НИЗОВЬЯХ РЕКИ КОЛЫМЫ

G. V. SHVEDCHIKOV. ON ECOLOGY OF PLANT COMMUNITIES WITH *ARCTOPHILA FULVA* OF KOLYMA RIVER MOUTH

Автор выделяет 3 типа местообитаний арктофиловых сообществ: прирусловый, аласный, или лайдовый, и тундрово-озерный. Даны схемы смен этих сообществ в местообитаниях всех типов устойчивыми тундровыми сообществами. Отмечено, что арктофиловые сообщества могут существовать очень продолжительное время в местообитаниях лайдового типа.

Arctophila fulva (Trin.) Anders.[1] — вид, широко распространенный в равнинных районах тундровой зоны. Так, по данным М. К. Барышникова (1961), в низовьях р. Оби арктофиловые сообщества занимают более 300 тыс. га. По сведениям В. Б. Сочавы (1933б : 262), «*Arctophila fulva* только в восточной части тундровой зоны, в тундрах Якутии и Дальнего Востока покрывает свыше 1000 тыс. га». Уже длительное время это растение привлекает внимание исследователей своими высокими кормовыми качествами, значительной продуктивностью и большими ресурсами кормовой массы (Вашкевич, 1932; Андреев, 1933; Сочава, 1933а, б; Городков, 1934, 1935; Андреев и др., 1935; Александрова, 1935, 1940; Тихомиров, 1935, 1937; Васильев, 1936; Габышев, Казанский, 1957; Кудрявцев, 1958; Федорова, 1958; Дыдина, 1961; Знаменская, 1961; Савкина и Тазьба, 1961; Кормовая характеристика растений Крайнего Севера, 1964; Скрябин, 1965). При исследовании арктофиловых сообществ некоторые авторы (Андреев и др., 1935; Тихомиров, 1935; Богдановская-Гиенэф, 1938; Яровой, 1939) отмечали приуроченность их к местообитаниям с постоянным или переменным поверхностным увлажнением. Многие исследователи отводят арктофиле пионерную роль в зарастании свободных субстратов по берегам водоемов и на заливаемых площадях (Васильев, 1956; Городков, 1956; Барышников, 1961; Дыдина, 1961; Савкина и Тазьба, 1961; Шелудякова, 1961; Скрябин, Скрябина, 1969). Очередная практическая задача — полный учет запасов этого ценного кормового растения и выделение площадей наиболее доступных для хозяйственного использования — может быть решена лишь при условии детального изучения экологии самого вида и сообществ, в состав которых он входит.

Летом 1972 г. нами был обследован участок долины р. Колымы от пос. Черский до протоки Песчаной, впадающей в р. Походскую Колыму, общей протяженностью около 60 км с целью выявления приуроченности арктофиловых сообществ к различным типам местообитаний. В результате обследования выяснилось, что арктофиловые сообщества в этой части долины р. Колымы имеют значительное распространение. Величина площади, занимаемой ими, скорость и направление смен этих сообществ, зависят от почвенно-гидрологических условий местообитаний, которые определяются главным образом положением участка в рельефе.

---

[1] Названия видов даны по «Арктической флоре СССР».

Нами выделены 3 типа местообитаний *A. fulva*: прирусловый, аласный, или лайдовый, и тундрово-озерный.

К прирусловому типу местообитаний относятся участки, расположенные вдоль основного русла реки и многочисленных проток, впадающих в нее, и находящиеся под активным влиянием паводковых вод. Здесь арктофиловые группировки тянутся узкой полосой шириною 3—15 м вдоль русла, быстро сменяясь другими группировками на более высоких участках берега, и поэтому в целом занимают незначительные площади. Чтобы проследить закономерности сукцессий арктофиловых сообществ в условиях местообитаний этого типа, нами было заложено 28 профилей на различных отрезках поймы р. Колымы и ее протоках: Чукочьей Рассохе, Походской, Копейной и Песчаной, которые находятся на значительном расстоянии друг от друга. Для примера приводим один из профилей (рис. 1). Чаще всего возле уреза воды или по мелководью расположены почти чистые арктофиловые сообщества с относительно редко стоящими побегами (проективное покрытие 30—40%), с высотою травостоя 30—50 см, или же сообщества более сомкнутые (покрытие 80—90%), с побегами, достигающими высоты 70—150—200 см. Такая большая разница в проективном покрытии и высоте растений зависит от местоположения сообщества. Если арктофиловые сообщества произрастают по берегам, открытым для господствующих ветров, то, как правило, они изрежены (покрытие 30—40%) и низкорослы, так как постоянно подвергаются механическому воздействию воды. При сильном волнении, а также при приливах и отливах, корневища растений вымываются (рис. 2), в результате чего создаются неблагоприятные условия для роста и развития арктофилы. Кроме того, растения получают чисто механические повреждения — происходит разрыв стеблей и корневищ. Иногда в штормы вымываются целые участки зарослей арктофилы и переносятся в другие места, что способствует заселению этим растением свободных субстратов. С подветренной же стороны берега картина совсем иная — проективное покрытие арктофилы высокое (80—90%), высота травостоя до 150—200 см.

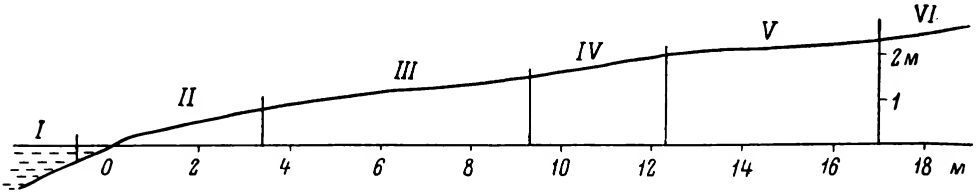


Рис. 1. Схема размещения растительных сообществ на одном из участков Походской протоки в местообитаниях прируслового типа.

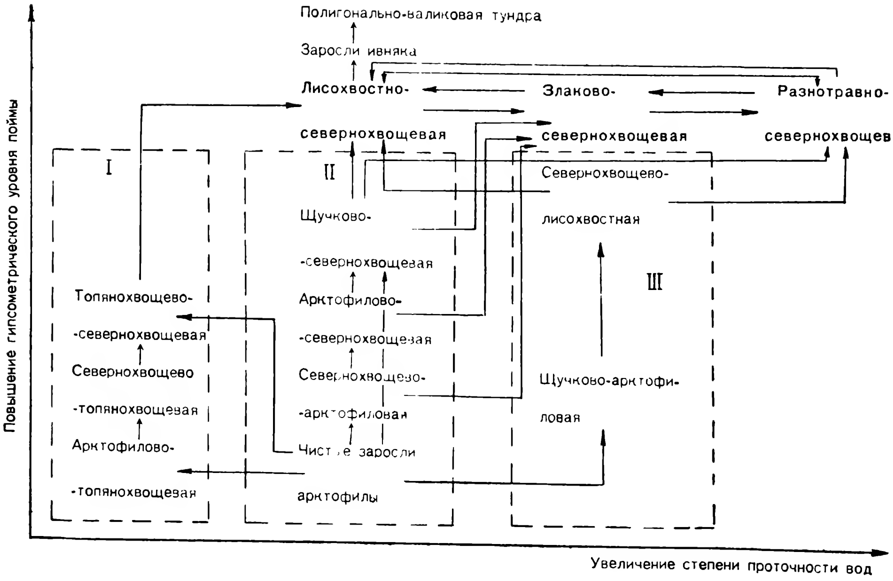
I — протока; *II* — чистые заросли арктофилы; *III* — топянохвощево-севернохвощевая группировка; *IV* — лисохвостно-севернохвощевая группировка; *V* — разнотравно-севернохвощевая группировка, *VI* — заросли ив. *м* — метры.

По мере повышения уровня поймы происходит смена чистых арктофиловых сообществ более сложными по составу группировками с тем или иным участием арктофилы (схема 1).

В условиях резкого перепада высот в прибрежной зоне арктофила может выпадать полностью, так как уровень грунтовых вод понижается. При пологих берегах на защищенных от господствующих ветров участках чистые заросли арктофилы сменяются севернохвощево-арктофиловыми (с *Equisetum arvense* ssp. *boreale*) группировками (схема 1, *II*), здесь проективное покрытие арктофилы 40—50% вместо 80—90% в чистых арктофиловых сообществах, а хвоща — 15—20%. Если поднятие берега идет более заметно, чистые заросли сменяются арктофилово-севернохвощевыми сообществами, где арктофила имеет проективное покрытие всего лишь 3—5%, а хвощ — 80—90%. Обе эти группировки имеют очень небольшую видовую насыщенность (5—8 видов). Спутниками арктофилы здесь являются *Caltha palustris* s. l., *Cardamine pratensis*, *Alopecurus alpinus*, *Deschampsia caespitosa* s. l. и др. Часто на берегах реки или же у берега в воде

СХЕМА 1

Смена арктофиловых группировок в условиях прируслового типа местообитаний



с медленным течением, где откладывается много илистых частиц и различных остатков органического происхождения, можно встретить арктофиловые сообщества с *Equisetum limosum* (схема 1, *I*). По мере удаления от русла реки и с повышением берега смена растительных группировок идет как указано на схеме 1 (*I*). При этом чем быстрее происходит повышение берега относительно уровня воды в реке, тем быстрее идет смена растительных группировок, часто минуя промежуточные стадии. В тех случаях, когда арктофиловые сообщества подвержены сильному механическому воздействию воды, смена идет несколько иным путем (схема 1, *III*). В этих сообществах, как правило, появляется *Deschampsia caespitoisa* s. l. Здесь чистые арктофиловые сообщества переходят в щучково-арктофиловую группировку, а последняя сменяется северноxвощево-лисохвостной или лисохвостно-северноxвощевой группировкой. Иногда заросли арктофилы резко сменяются щучково-северноxвощевой группировкой, а последняя — лисохвостно-северноxвощевой или злаково-северноxвощевой. В конечном итоге все варианты на более высоких гипсометрических уровнях сменяются зарослями ивы. Ивняковые заросли тянутся узкой полосой шириною 3—8 м параллельно руслу реки. При выходе из сферы поемности они изреживаются и переходят в полигонально-валиковую тундру. Нужно отметить, что в условиях местообитаний первого типа арктофильвая стадия, очевидно, более кратковременна, так как прирусловая часто поймы, где откладывается бо́льшая и самая грубая часть аллювия, имеет наиболее динамичный режим. Здесь быстрее повышается уровень поймы, нарушая тем самым экологические условия, необходимые для нормального роста и развития арктофилы.

Лайдовый, или аласный, тип местообитаний приурочен к днищам бывших озер, спущенных искусственным или естественным путем в результате пятящейся эрозии. Эти местообитания называют лайдами (см. Прянишников, 1961) и аласами (см. Пермякова, 1961). Влияние реки на местообитания этого типа осуществляется через искусственные или естественные каналы — «виски», которые соединяют «остаточные» озера с рекой или протокой. По этим «вискам» происходит нагнетание в озера воды во время весеннего паводка и летне-осенних подъемов воды. «Остаточными» озерами мы называем водоемы, которые остались на месте озер (в их наиболее глубоких местах), спущенных естественным или искусственным путем. Дно этих «остаточных» озер ниже зеркала воды в реке, а поэтому они полностью не вытекают, реагируя на все изменения уровня воды в реке. После спада воды в реке определенные участки этих озер обнажаются на некоторый период, а при подъеме воды вновь покрываются тонким слоем. Такие явления повторяются в течение всего весеннего и летне-осеннего периода. Вода в этих мелких водоемах хорошо прогревается, в результате чего создаются благоприятные условия для роста и развития арктофилы. В условиях местообитаний этого типа арктофиловые сообщества имеют наиболее широкое распространение и часто занимают площади в десятки, а иногда и сотни гектаров. Таково, например, днище крупного озера напротив пос. Походска (левый берег Походской протоки), спущенного в 1943 г., которое расположено в непосредственной близости

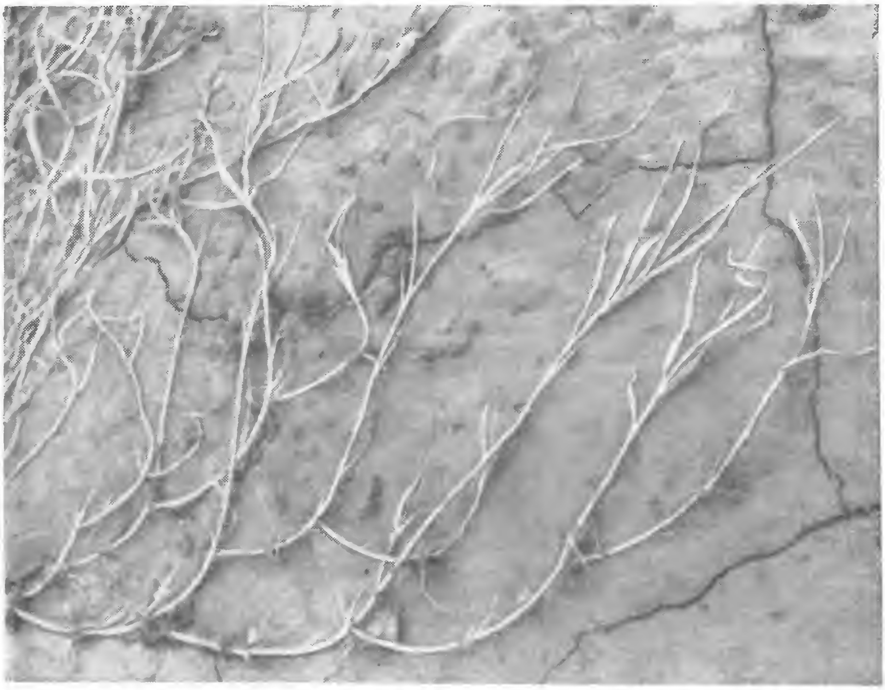


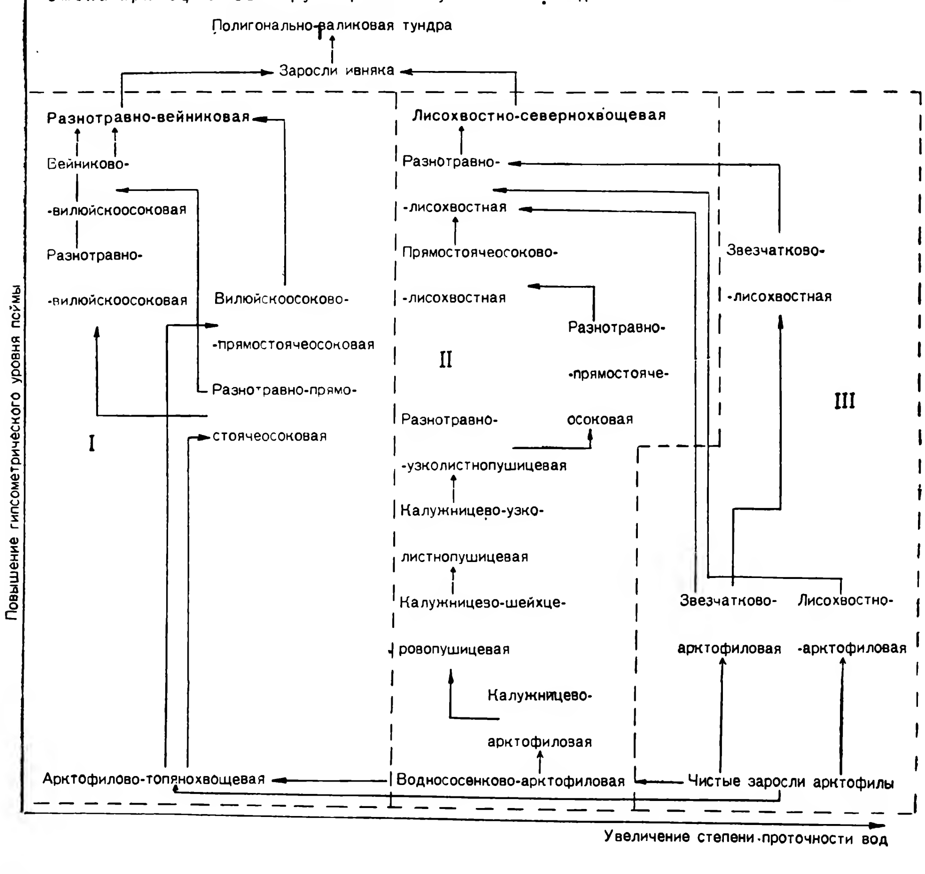
Рис. 2. Вымытые корневища *Arctophila fulva* в прирусловой части поймы.

от основного русла р. Колымы, здесь ежегодно откладывается значительное количество аллювия и арктофиловые сообщества представлены очень широко, занимая площадь в десятки гектаров. Чем ближе спущенное озеро находится к основному руслу реки, тем короче арктофиловая стадия. Это можно объяснить тем, что быстрая смена арктофиловых зарослей происходит в результате неблагоприятных экологических условий, которые возникают при накоплении определенной толщи аллювия, а следовательно — повышении уровня поймы, или же в результате понижения базиса эрозии реки. Когда же озерные котловины более удалены от русла реки, поступающая в них сильнее очищенная вода откладывает незначительное количество наносов, а понижение базиса эрозии сказывается здесь в меньшей степени. Вследствие этого не происходит резких изменений экологических условий в пределах второго типа местообитаний и арктофиловая стадия на таких участках может быть очень продолжительной. Об арктофиловой стадии в этих условиях А. В. Прянишников (1955 : 427) писал: «Развитие растительного покрова лайд, по-видимому, может задерживаться на стадии арктофилового луга на неопределенно долгое время, в случае ежегодного длительного затопления паводковыми водами». По его же наблюдениям, в случае отсутствия ежегодного заливания лайд на 4—5-й год после спуска озера в арктофиловых зарослях появляются *Carex stans* и *Eriophorum angustifolium*. которые постепенно вытесняют арктофилу. Ценные высокопродуктивные арктофиловые сообщества сменяются малокачественными, низкопродуктивными пушицево-осоковыми сообществами.

Некоторые авторы (Томирдиаро, 1971, 1972) предлагают площади, не заливаемые паводковыми водами, вспахивать и засевать семенами местных злаков. Однако, предлагая производить вспашку озерных котловин, автор не учитывает, что такие участки в течение всего летнего периода будут сильно переувлажняться в результате поверхностного стока и подтока мерзлотно-грунтовых вод из берегов котловин. Вследствие переувлажнения появятся зеленые мхи, которые будут способствовать заболачиванию котловины и выпадению сеяных трав. А создание даже небольших гидротехнических сооружений для регулярного затопления лайд с целью уничтожения мохового покрова и других малоценных трав, как предлагает Томирдиаро, представляет большие трудности, требует больших затрат в условиях вечной мерзлоты и вряд ли возможно в крупных масштабах. По нашим наблюдениям, имеет смысл осушать только те озера, дно которых ниже меженного уровня воды в реке, с тем чтобы на территории озерной котловины сохранилось «остаточное» озеро. Тогда высокопродуктивные и ценные растительные сообщества, в частности арктофиловые, будут существовать очень продолжительное время. Здесь почти не происходит накопления торфа за счет отмерших растительных остатков, так как они выносятся паводковыми водами; моховой же покров там, где имеет место периодическое, а на части площади постоянное затопление водой, развивается слабо и значительного влияния на продуктивность арктофиловых группировок не оказывает. При геоботаническом обследовании лайд присутствие мхов в арктофиловых сообществах нами было обнаружено не везде.

СХЕМА 2

Смена арктофиловых группировок в условиях лайдового типа местообитаний



Они, как правило, в зависимости от микрорельефа лайды расположены в арктофиловых группировках пятнами, не образуя сплошного мохового покрова. На слабое развитие мохового покрова в условиях длительного обводнения указывает И. Д. Богдановская-Гиенэф (1938).

Чтобы проследить закономерности смены арктофиловых сообществ в условиях местообитаний второго типа, нами было заложено 7 профилей по днищам 5 озер, спущенных искусственным и естественным путем. Оказалось, что и здесь смена идет в трех основных направлениях, как и в местообитаниях первого типа (схема 2, *I*, *II*. *III*). Периферийные мелководные участки «остаточных» озер и их берега заняты чистыми арктофиловыми сообществами, а иногда воднососенково-арктофиловой группировкой. В том и другом случае арктофила имеет проективное покрытие 70—90%, а *Hippuris vulgaris* в воднососенковой группировке — 3—5% с обилием sp или sp gr. Смену этих гидроморфных группировок можно связать с неоднородностью рельефа дна бывшего озера. Эта неоднородность выражается в наличии повышений высотою 5—20 см, имеющих овальную форму (рис. 3). На этих элементах микрорельефа можно проследить ход смены гидроморфных группировок более мезоморфными (схема 2, *II*).

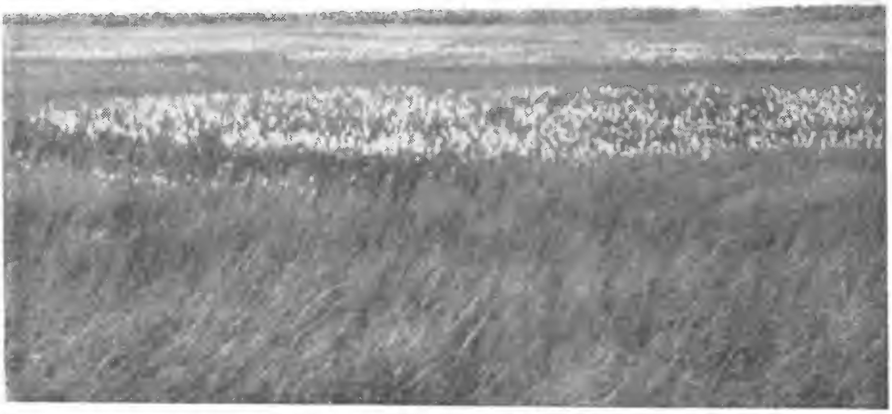


Рис. 3. Заросли *Arctophila fulva* на днище спущенного озера, на микроповышениях пушицевые сообщества с *Eriophorum angustifolium* и *E. scheuchzeri*.

Следующий ряд смен в местообитаниях лайдового типа (схема 2, *III*) был описан нами на двух спущенных естественным путем озерах в урочище «Роговатка», примерно в 25 км к СЗ от пос. Походск. Смена гидроморфных группировок мезоморфными идет в направлении от «остаточного» озера к берегу Походской протоки, который относится к пойме среднего уровня. С повышением уровня дна бывшего озера от центра «остаточного» озера к берегу Походской протоки ярус арктофилы становится более низким и изреженным. Эти изреженные чистые арктофиловые группировки резко переходят в звездчатково-арктофиловую или лисохвостно-арктофиловую группировки, которые значительно удалены от «остаточного» озера, занимая более повышенные участки. Арктофила хотя и является в них доминантом (покрытие 40—50%), но травостой ее очень низкорослый (10—20 см) и в нем мало генеративных побегов.

Третий ряд смен в условиях местообитаний второго типа наблюдается на лайдах, где начинает преобладать болотный процесс. Эти лайды, по-видимому, более старые, т. е. озера вытекли раньше, чем описанные выше. Берега этих озер, как правило, более крутые, а поэтому смена растительных группировок в пространстве происходит очень резко. Заросли арктофилы сменяются растительными группировками болотного ряда (схема 2, *I*), а при резком повышении рельефа они сменяются разнотравно-вейниковой группировкой, которая в свою очередь переходит в ивняковые заросли.

К третьему — тундрово-озерному типу местообитаний относятся участки, расположенные узкой полосой вокруг тундровых озер. Эти озера в большинстве случаев термокарстового происхождения и расположены на надпойменных террасах. Они не соединяются с руслом реки, а поэтому не испытывают влияния аллювиального режима. Арктофиловые сообщества здесь представлены мало. На многих тундровых озерах нами вообще не была встречена арктофила. Чистые арктофиловые сообщества здесь расположены узкой полосой шириною 1—5 м (рис. 4) вдоль сильно заболоченного берега, а затем ближе к берегу переходят в растительные группировки болотного ряда (схема 3). Эти группировки могут переходить,

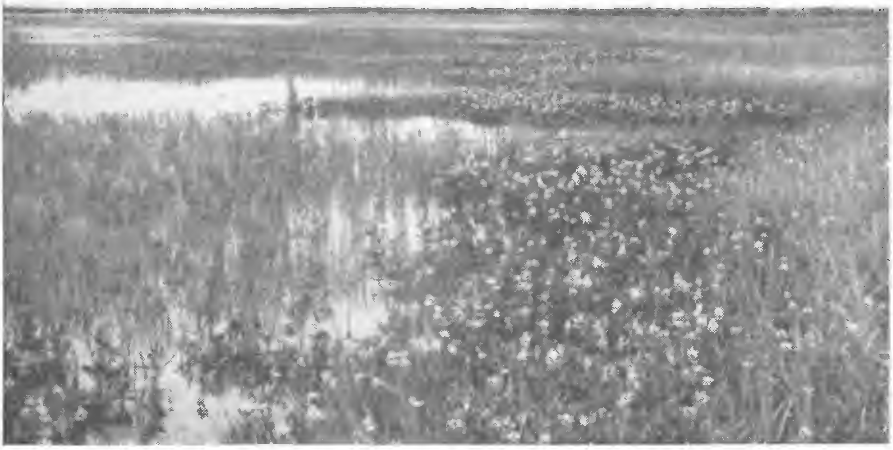


Рис. 4. Граница чистых зарослей *Arctophila fulva* с *Menyanthes trifoliata* на одном из тундровых озер.

СХЕМА 3

Смена арктофиловых группировок в условиях местообитаний тундрово-озерного типа

Повышение гипсометрического уровня тундры ↑

Полигонально-валиковая тундра
↑
Кустарниково-пушицево-вилюйскоосоковая
↑
Прямостоячеосоково-узколистнопушицевая
↑
Сабельниково-прямостоячеосоковая
↑ ↑
Топянохвощево-вахтовая
↑ |
Чистые заросли арктофилы

резко или постепенно, в кустарниково-пушицево-осоковое (с *Carex stans*) болото, которое в свою очередь переходит в полигонально-валиковую тундру. Рассмотренные нами смены арктофиловых сообществ в местообитаниях трех типов могут варьировать. В результате изменения тех или иных экологических условий внутри любого типа могут выпадать некоторые звенья в серии этих смен, но общая закономерность остается — временные растительные группировки в конечном итоге переходят в устойчивые тундровые сообщества.

Итак, арктофиловые сообщества в низовьях долины р. Колымы широко распространены на участках, в той или иной степени обводненных. Наибольшее практическое значение они имеют в местообитаниях лайдового типа; здесь они занимают большие площади, *Arctophila fulva* имеет высокую жизненность и образует большую массу.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1935). Летний корм оленей на Гусиной земле (Новая Земля). Тр. Арктич. инст., 22. — Александрова В. Д. (1940). Кормовая характеристика растений Крайнего Севера. Тр. Н.-и. инст. Полярн. земледел., животновод. и промысл. хоз., сер. оленеводство, 11. — Андреев В. Н. (1933). Кормовая база Ямальского оленеводства. Советск. оленеводство, 1. — Андреев В. Н., К. Н. Игошина, А. И. Лесков. (1935). Оленьи пастбища и растительный покров Полярного Приуралья. Советск. оленеводство, 5. — Барышников М. К. (1961). Луга низовьев реки Оби, их характеристика и перспективы использования. Тр. Н.-и. инст. сельск. хоз. Крайн. Севера, 10. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1938). Природные условия и оленьи пастбища о. Колгуева. Тр. Н.-и. инст. Полярн. землед., животновод. и промысл. хоз., сер. оленеводство, 2. — Васильев В. Н. (1936). Оленьи пастбища Анадырского края. Тр. Арктич. инст., 62. — Васильев В. Н. (1956). Растительность Анадырского края. — Вашкевич Ф. В. (1932). Изучение пастбищ оленей на Тобольском севере. Сборник по оленеводству, тундровой ветеринарии и зоотехнике. — Габышев М. Ф., А. В. Казанский. (1957). Кормовые травы Якутии. — Городков Б. Н. (1934). Об основаниях и методах хозяйственной классификации и бонтировки оленьих пастбищ. Сов. бот., 1. — Городков Б. Н. (1935). Растительность тундровой зоны СССР. — Городков Б. Н. (1956). Растительность и почвы о. Котельного (Новосибирский архипелаг). В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 2. — Дыдина Р. А. (1961). Обь-Иртышские луга в пределах Ханты-Мансийского округа. Тр. Н.-и. инст. сельск. хоз. Крайн. Севера, 10. — Знаменская Л. А. (1961). Химический состав некоторых растений Крайнего Севера Якутии. В кн.: Материалы по растительности Якутии. — Кормовая характеристика растений Крайнего Севера. (1964). В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 5. — Кудрявцев С. Ф. (1958). Выращивание и нагул молодняка крупного рогатого скота в условиях обского севера. Тр. Н.-и. инст. сельск. хоз. Крайн. Севера, 6. — Пермякова А. А. (1961). Растительность аласов Сунтарского района Якутской АССР. В кн.: Материалы по растительности Якутии. — Прянишников А. В. (1955). Образование лугов на дне осушенных озер в тундре. Бот. ж., 40, 3. — Прянишников А. В. (1961). Пойменные луга р. Хатанги, их использование и улучшение. Тр. Н.-и. инст. сельск. хоз. Крайн. Севера, 10. — Савкина З. П., С. М. Тазьба. (1961). Луга низовьев р. Печоры, их использование и улучшение. Тр. Н.-и. инст. сельск. хоз. Крайн. Севера, 10. — Скрябин С. З. (1965). Луга урочища Турбаахы Кобяйского района. Тр. Якутск. н.-и. инст. сельск. хоз., 7. — Скрябин С. З., Е. А. Скрябина. (1969). Прибрежно-водная растительность озера Ниджили (Центр. Якутия). Изв. Сибирск. отд. АН СССР, 10, сер. биол., 2. — Сочава В. Б. (1933а). Естественные кормовые угодия тундровой зоны Якутии. В сб.: Кормовые ресурсы тундровой зоны СССР. Советск. оленеводство, 2. — Сочава В. Б. (1933б). Кормовое значение растений Крайнего Севера. Сов. бот., 3—4. — Тихомиров Б. А. (1935). Хозяйственная характеристика растительных ресурсов Пенжинского района ДВК. Вестн. ФАН СССР, 14. — Тихомиров Б. А. (1937). *Arctophila fulva* (Trin.) Anders., ее экологические особенности и кормовое значение. Тр. Дальневост. ФАН СССР, сер. бот., 2. — Томирдиаро С. В. (1971). Озерно-термокарстовые ландшафты и агромелиорация арктических равнин СССР. Колыма, 9. — Томирдиаро С. В. (1972). Вечная мерзлота и освоение горных стран и низменностей (на примере Магаданской области и Якутской АССР). — Федорова О. А. (1958). Химический состав кормовых растений, сена и сочных кормов Крайнего Севера. Тр. Н.-и. инст. сельск. хоз. Крайн. Севера, 6. — Шелудякова В. А. (1961). Табунное содержание лошадей (тебенёвка) в Верхоянском районе ЯАССР. Тр. Н.-и. инст. сельск. хоз. Крайн. Севера, 10. — Яровой М. И. (1939). Растительность бассейна р. Яны и Верхоянского хребта. Сов. бот., 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 21 III 1973.

УДК 581.9 : 582.675 (479.25)

В. И. Трифонова

О НАХОДКЕ *CONSOLIDA GLANDULOSA* (BOISS. ET HUET) BORNM. В АРМЯНСКОЙ ССР

V. I. TRIFONOVA. ON THE DISCOVERY OF *CONSOLIDA GLANDULOSA* (BOISS. ET HUET) BORNM. IN ARMENIAN S. S. R.

В статье описывается находка нового для территории Армянской ССР представителя рода *Consolida* — *C. glandulosa*, известного до сих пор лишь из Центральной и Восточной Анатолии (Турция). Приводятся дополнительные признаки (анатомия семенной кожуры и др.), по которым этот вид хорошо отличается от близких к нему *C. cornuta* и *C. pubescens*.

Растения, собранные в Вохчаберде (Армянская ССР), характеризуются меньшими размерами репродуктивных органов и более компактным строением семенной кожуры. После детального просмотра гербарных экземпляров *C. glandulosa* (LE, BM, E, G) выяснилось, что эти различия не выходят за рамки внутривидовой изменчивости и, вероятно, обусловлены произрастанием *C. glandulosa* в Армянской ССР в более засушливых условиях, на краю ареала.

Впервые для этого вида подсчитано число хромосом (2n=16) и изучена их морфология.

Среди растений, собранных М. Г. Галстян и П. П. Гамбаряном летом 1971 г. в окрестностях сел. Вохчаберда (Армянская ССР), нами было обнаружено несколько экземпляров *C. glandulosa*. Этот вид описан Буассье и Гуэтом (Boissier, 1856) по сборам последнего из Турецкой Армении [Hab. in cultis Maimansour Armeniae non procul ab Erzeroum, 1853, Huet (K)]. *C. glandulosa* распространена в основном в Центральной и Восточной Анатолии, на территории Армянской ССР обнаружена впервые. Н. А. Буш предполагал возможность нахождения в этих районах Кавказа *C. oliveriana* (DC.) Schröding. под названием *Delphinium cappadocicum* Boiss. — вида близкородственного *C. glandulosa* и известного из «Турецкой Армении и Персии» (Буш, 1962), но до сих пор здесь не обнаруженного. Во всех остальных работах, посвященных исследованию флоры Кавказа, ни тот ни другой вид не упоминались вовсе.

C. glandulosa наиболее близка к малоазиатскому виду *C. cornuta* (Hossain et Davis) Davis и к средиземноморскому *C. pubescens* (DC.) Soó. От первого он отличается более крупными размерами растения, окраской пыльников [1] (см. таблицу) [2] и формой пластинки нектарника с округлыми боковыми лопастями, а не рогоподобными и вверх изогнутыми, как у *C. cornuta*. Подчеркивая близкое родство этих двух видов, Хосейн и Дэвис (Chowdhuri и др., 1958), кроме отличия по форме пластинки нектарника, указывают, что у *C. cornuta* более короткий шпорец со слегка изогнутой вниз верхушкой и иная окраска чашелистиков.

Что касается различий между *C. glandulosa* и *C. pubescens*, то вышеназванные авторы считают, что первый вид отличается лишь более длинным и извилистым шпорцем, более густоопушенной листовкой и цельными прицветниками. Последний признак отмечается как не очень надежный, так как у *C. pubescens* на отдельных ветвях соцветия прицветники нижних цветков иногда бывают цельными, а у *C. glandulosa* раздельными. Хорошим признаком является форма средней лопасти пластинки нектарника. Узкая (1.6—2.2 мм шир.), раздвоенная на острые лопасти у *C. pubescens* и более широкая (3.0—3.5 мм шир.), раздвоенная на округлые лопасти у *C. glandulosa*. Дополнительными диагностическими признаками, позволяющими

---

[1] Следует отметить, что окраска пыльников, так же как и чашелистиков, меняется при высушивании, вследствие чего эти признаки обычно трудно использовать при определении гербарного материала.

[2] Таблица составлена по первоописаниям этих трех видов (De Candolle, 1815; Boissier, 1856; Chowdhuri и др., 1958) и другим источником (Davis, 1965; Munz, 1967a, б), а также на основе гербария (LE, E, BM, G).

Основные морфологические признаки, учитываемые при характеристике трех видов *Consolida* (размеры в миллиметрах)

Признак	*C. glandulosa*	*C. cornuta*	*C. pubescens*
Высота растения, см	(15) 30—60	15—45	10—50
Размеры верхних боковых чашелистиков	8.0—11.5×4.0—6.5	8.0—9.0×4.0—4.5	6.0—12.0×3.5—4.0
Длина шпорца	18—27	10—13	12—20
Размер пластинки нектарника	10—12×13—17	9—10×11—12	10—11×15—18
Длина листовки	6—11	9—10	10—15
Длина носика листовки	До 4 мм	До 2.5 мм	До 3 мм
Окраска пыльников	Желтая	Пурпурно-бурая	Желтая
Размер семян	2.1—2.7×1.3—1.6	2.1—2.3×1.2—1.4	1.6—2.0×1.2—1.4

хорошо различать эти виды, оказались поверхность семени и анатомическое строение семенной кожуры.

Род *Consolida* характеризуется неправильно пирамидальными, обычно 3-гранными (редко 4—5-гранными) семенами, покрытыми поперечными рядами эпидермальных выростов в виде отдельных или сросшихся в пластинки чешуек. Семена *C. glandulosa* отличаются от семян двух других видов более крупными размерами (см. таблицу) и более варьирующей окраской — от буровато-коричневой до темно-коричневой. У *C. cornuta* и *C. pubescens* семена темно-коричневые. По форме эпидермальных выростов, имеющих вид чешуек, сросшихся по 2—3 в пластинки, но еще хорошо различимых, семена этого вида, следуя Гуту (Huth, 1895), можно отнести к группе Lamellata-squamata. *C. glandulosa* близка к *C. cornuta* и явно отличается от *C. pubescens*. Последний вид Гут (1895) отнес к группе «Exacte lamellata», характеризующейся семенами с эпидермальными выростами в виде чешуек, полностью сросшихся в пластинки.

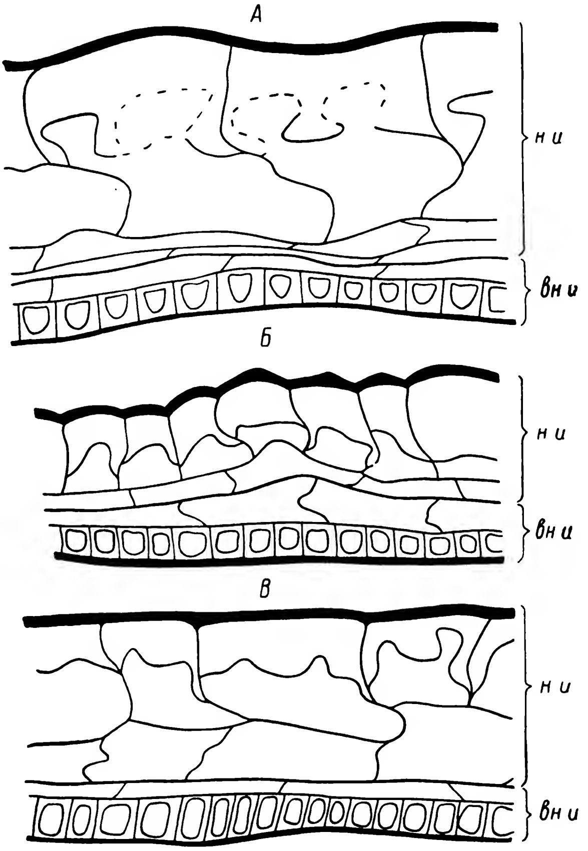


Рис. 1. Строение семенной кожуры *Consolida pubescens* (*А*), *C. cornuta* (*Б*) и *C. glandulosa* (*В*). *ни* — наружный интегумент; *вни* — внутренний интегумент.

Что касается строения семенной кожуры, то *C. glandulosa* (рис. 1, *В*) отличается от всех остальных изученных нами представителей секции *Consolida* своеобразной конфигурацией поперечного среза. За счет разрастания внутренних слоев наружного интегумента у нее происходит образование выпуклостей (складок) во внутренней части спермодермы. От *C. pubescens* (рис. 1, *А*) ее семенная кожура отличается меньшим количеством слоев, характером утолщений клеточных стенок внутренней эпидермы внутреннего интегумента и почти полным отсутствием гидрофильного содержимого. *C. cornuta* (рис. 1, *Б*) отличается от *C. glandulosa* более компактной семенной кожурой, хотя и с большим количеством слоев, более мелкими клетками наружной эпидермы наружного интегумента и их более выпуклыми стенками, а также несколько большим количеством гидрофильного содержимого, расположенного в основном во внутренних слоях семенной кожуры.

Список изученных образцов

***C. glandulosa*.**

Армянская ССР, окр. Вохчаберда, в зарослях дикой пшеницы, 25 VII 1972, Галстян, Гамбарян, без номера (LE).

Армянская ССР, Вохчаберд-Шарахпюр, 29 VII 1973, Таманян, Гамбарян, без номера (LE).

Armenia, circa Maimansour, inter Baibout et Erzeroum, VIII 1853, Huet du Pavillon, 377 (LE).

Turkey, prov. Erzincan, plain E. of Erzincan, 1250 m, fallow fields, fls. violet-blue, 30 VII 1957, Davis and Hossain, D 31860 (E).

***C. pubescens*.**

France, Montpellier, mif. Delile, 1833, D. Fischer, s. n. (LE).

***C. cornuta*.**

Inter segetes, circa Erzeroum, 6—6200 p. s. m., VI, 1853, Huet du Pavillon, s. n. (K).

Растения, собранные в Вохчаберде и определенные нами как *C. glandulosa*, несколько отличаются от типичных *C. glandulosa* из Эрзерума по размерам репродуктивных органов, а также некоторыми незначительными деталями строения семенной кожуры. Однако после просмотра большого гербарного материала (LE, BM, G, E) нам стало ясно, что эти различия не выходят за рамки внутривидовой изменчивости.

Ниже приводим более подробное описание растений, собранных в Вохчаберде.

Растения от 39 до 60 см выс., стебель разветвленный, главным образом в верхней части; жесткий, внизу прижатоопушенный, вверху густоопушенный железистыми волосками, пузыревидно расширенными при основании. Листовые доли линейные, прижатоопушенные. Прицветники цельные, прицветнички маленькие, 2—3, верхние часто почти супротивные. Цветоножки отклоненные, нижние при плодах до 3.8 см дл., верхние 13—18 мм дл. Цветки довольно мелкие, фиолетовые, чашелистики 7.5—8.5 мм дл. и 3.0—4.0 мм шир., шпорец 16—18 мм дл. Лепесток трехлопастной 10—11 мм дл. и 13—15 мм шир. Листовка 5—(6.8)—8.5 мм дл., слегка горбатая, с длинным носиком (до 4.5 мм дл.), густоопушенная прижатыми и оттопыренными желтоватыми пузыревидно расширенными при основании волосками. Семена 1.8—2.3 мм дл. и 1.3—1.5 мм шир., темные, с белыми, лишь иногда на гранях темными чешуйками, которые поперечными рядами покрывают все семя: чешуйки, сросшие по 2—3 в пластинки.

Семенная кожура представлена обычно меньшим числом слоев (4 слоя), чем у типичной *C. glandulosa*, причем внутренняя эпидерма наружного интегумента и наружная эпидерма внутреннего интегумента часто так сдавлены, что в целом спермодерма выглядит двухслойной. Иногда паренхимные клетки лежат более рыхло. Эпидермальные клетки наружного интегумента несколько мельче, чем у типичной *C. glandulosa*. Почти все слои клеток заполнены гидрофильным содержимым. Клетки внутренней эпидермы внутреннего интегумента равномерно утолщены.

Нам кажется, что меньшие размеры репродуктивных органов и наличие более редуцированной семенной кожуры у образцов из Вохчаберда можно объяснить произрастанием этих растений на краю ареала в более засушливых условиях.

Как показали наши исследования (Трифонова, 1973), в пределах рода *Consolida* дополнительным таксономическим признаком может быть кариотип. Материалом для цитологических исследований послужили проростки семян, взятых с гербарного образца, собранного в окрестностях селений Вохчаберд и Шарахпюр К. Г. Таманян и П. П. Гамбаряном. Приношу им искреннюю благодарность. Методика, применявшаяся нами при приготовлении цитологических препаратов, подробно описана в предыдущей статье (Трифонова, 1973).

Кариотип *C. glandulosa* изучен впервые, 2n=16 (рис. 2). По морфологии хромосом этот вид близок к двум другим изученным нами видам секции *Consolida* — *C. regalis* (L.) S. F. Gray и *C. divaricata* (Ledeb.) Schröding. Кариотип характеризуется двумя парами больших субметацентрических хромосом с отношением плеч 1.1—1.2, пятью парами более мелких, акроцентрических хромосом и одной парой субметацентрических, самых маленьких хромосом. Первая, вторая и шестая пара несут маленькие спутники.

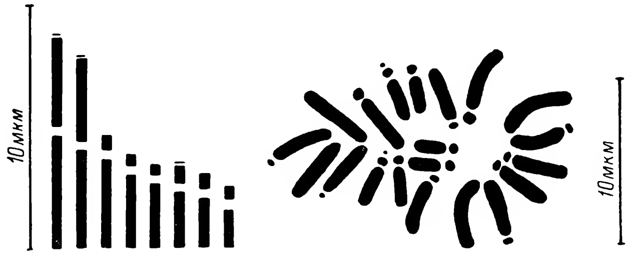


Рис. 2. Метафазная пластинка и диаграмма хромосомного набора *Consolida glandulosa*.

К сожалению, нам не удалось исследовать кариотипы двух других близких видов (*C. cornuta* и *C. pubescens*), а также кариотип типичной *C. glandulosa* из-за отсутствия свежего семенного материала.

C. glandulosa произрастает на высоте 800—1600 м над ур. м. на каменистых склонах, на известняках и мергелях, реже встречается как сорное по краям паровых полей и железнодорожным насыпям.

Specimina examinata: Antalya; In arvis ad Yemichem, prope Elmalu, 9 VII 1860, E. Bourgeau, s. n. (G); Prov. Konya, Konya to Cumbra, Kucuk Koy, cultivated land, 980 m, fls. pale purple, dark crest, 3 VI 1962, Hebaek, 2565 (E); там же, distr. Cahanbeyli, Tarsakan Golu, 1000 m, in cultivated land, annual, fls. blue, 8 VIII 1960, Khan Prance and Katcliffe, 759 A (E); там же, Distr. Cihanbeyli; jus gölii near Gavsan, memlchasi, 900 m, railway embankment, fls. violet blue, 9 IX 1949, P. H. Davis, 16678 (E); Salzhaltige Steppe bei Bor in Cappadoci, 1200 m, vilayet Konia, Besirk Nigde, VI, 1913, 510 (LE); Cataonia, Distr. Nigde, anti-Faurus, mts. S. S. W. of Kayseri, 4000 ft., edges of upland corn flields, a form of Larkspur with soft lavender mauve flowers et loose spikes. Cornfield weed, 15 VII 1960, Davis et Hedge, 32616 (E); Amasia et Toptscham, E. Wiedemann, 199 (LE); Cappadocia, inter Kaisari (Caesaream) et Yosgat, 900 m, 23 V 1890, Y. Bornmüller, 1724 (LE); там же, (BM); Tokat, VII 1835, E. Wiedemann, 219 (LE); Prov. Sivas, Hafik-Sivas, 1400 m, distr. steppe and fallow fields, annual, fls. violet-blue, 27 VII 1957, Davis a. Hedge, D 32715 (E); Maras: entre Képélék et Abbistan, 12 VII 1906, G. et B. Post, 19 (E); там же, entre Kutchuksou et Képélék, 11 VII 1906, G. et B. Post, 599 (G); Loc. Malatia to Harpoot, 21 VII 1906, B. Post, 624 (G); Prov. Gümüsane, N. E. of Bayburt, 1650 m, marly banks of edge of fields, annual, flowers deep blue-violet, 2 VIII 1957, Davis et Hedge, D 31968 (E); там же, N. of Bayburt, 1500 m, edge of cornfield on limensone, fls. violet-blue, variable in size et density of inflorescence, 21 I 1958, Davis et Hedge, D 31983 (E); Prov.

Erzincan, plain of Ersincan, 1250 m fallow field fls. violet-blue, 30 VII 1957, Davis and Hedge, D 31860 (E); Турецкая Армения, Эрзерумский санджак, Мечитли, каменистые склоны, 7 VII 1916, Б. Шишкин, без номера, (LE); Circa Maimausour, inter Baibout et Erzerum, VII 1853, Huet de Pavillon, 377 (LE); там же (G); Loc. Erzerum, Askale, N. slopes, hab. water conduit, 7 VII 1949, Dr. Hüsnü Demiriz, 107 (E).

Армянская ССР, окр. Вохчаберда, в зарослях дикой пшеницы, 25 VII 1972, Галстян, Гамбарян, без номера (LE): там же, Вохчаберд—Шарахпюр, 29 VIII 1973, Гамбарян, Таманян, без номера (LE).

В заключение приношу искреннюю благодарность моему научному руководителю А. Л. Тахтаджяну и А. П. Меликяну за консультации и ценные указания.

ЛИТЕРАТУРА

Буш Н. А. (1902). *Ranales* флоры Кавказа. — Трифонова В. И. (1973). Биосистематическое исследование кавказских видов *Consolida* S. F. Gray. Бот. ж., 58, 4. — Boissier E. (1856). Diagnoses plantarum novarum, 2, 5. — Chowdhuri P. K., P. H. Davis a. M. Hossain. (1958). Materiales for a flora of Turkey, 3. Notes Bot. Gard. Edinb., 26, 2. — Davis P. H. (1965). Flora of Turkey, I. — De Candolle A. P. (1815). Flora France, VI. — Huth E. (1895). Monographie der Gattung *Delphinium*. Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengeschichte und Pflanzengeografie, XX. — Munz Ph. A. (1967a). A synopsis of African species of *Delphinium* and *Consolida*. J. Arnold Arbor., 48, 1. — Munz Ph. A. (1967б). A synopsis of the asian species of *Consolida* (*Ranunculaceae*). J. Arnold Arbor., 48, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 20 X 1973.

УДК 511.1 : 576.312.32/.38 : 581.9 : 582.675

В. С. Чупов

МАТЕРИАЛЫ К ГЕОГРАФИИ ЧИСЕЛ ХРОМОСОМ В РОДАХ *ANEMONE* L., *PULSATILLA* MILL. И *HEPATICA* MILL.

V. S. CHUPOV. THE MATERIALS ON THE GEOGRAPHY OF CHROMSOME NUMBERS IN GENERA *ANEMONE* L., *PULSATILLA* MILL. AND *HEPATICA* MILL.

Приводятся числа хромосом видов из родов *Anemone*, *Pulsatilla* и *Hepatica*, произрастающих на территории европейской части СССР, на Урале и Кавказе. Для части видов проведен анализ полученного материала и литературных данных в географическом и филогенетическом планах. Обращается внимание на то, что у *A. sylvestris* спорадически появляются семена с $2n=32$, однако среди взрослых растений тетраплоиды не встречаются.

В справочниках по хромосомным числам (Index to plant chromosome numbers for 1968—1971; Хромосомные числа цветковых растений, 1969) для многих видов перечисленных в заглавии статьи родов приводятся по два и более хромосомных чисел. Представляет несомненный интерес ревизия этих данных и выяснение географического распространения возможных хромосомных рас в пределах видовых ареалов. В этом аспекте приобретают значение множественные определения чисел хромосом одного и того же вида из различных пунктов ареала.

Материал и методика

Часть материала была собрана автором в природе, остальная часть прислана ботаниками различных учреждений из естественных местообитаний. Определение чисел хромосом производилось в метафазных пластинках кончиков корней пророщенных семян или взрослых растений. Применялась стандартная методика давленых препаратов с окраской по Фёльгену при 20-минутном гидролизе в 50%-м растворе соляной кислоты. Предварительная обработка проводилась в 1% или 0.3%-м (для *Anemone sylvestris*) растворе колхицина в течение 1—2 часов с последующим выдерживанием в 0.002 М растворе 8-оксихинолина в течение такого же времени. Полученные данные приведены в таблице. Гербарные экземпляры изученных растений хранятся в гербарии группы биосистематики Ботанического института АН СССР в Ленинграде.

Anemone nemorosa L.

Это единственный вид из рассматриваемых нами, число хромосом у которого хорошо изучено в географическом плане. Лампрехт (Lamprecht, 1962) исследовал 60 популяций этого вида из Европы: 47 из различных мест ФРГ, 3 из Австрии, 2 из Франции, по одной из Швейцарии, Испании, Англии, Ирландии, Дании, Финляндии, Латвии и Польши. Из них растения из трех популяций в Шлезвиг-Голштинии (ФРГ) имели по 45 хромосом, во всех остальных случаях было определено 2n=30. Трела (Trela, 1958) нашла такое же число хромосом в 51 популяции этого вида в Польше. Баумбергер (Baumberger, 1970) исследовал 15 популяций из Швеции, 2 из Италии и одну из Норвегии. Во всех случаях найдено 2n=30.

В. В. Бочанцева (1971) приводит такое же число для 3 популяций из Ленинградской области (ст. Можайская, ст. Старый Петергоф, ст. Сосново). Однако А. П. Соколовская (1972) нашла в окрестностях Старого Петергофа растения с 2n=28. Приводятся для этого вида и другие числа: 16 (Guinochet, 1935), 24 (Winge, 1917а, б), 24, 32 (Gregory, 1941), 35, 37, 45, 46 (Bernström, 1946), 32, 39 (Moffet, 1932). Однако к этим определениям следует относиться с осторожностью. Грегори, работая в Америке, по-видимому, имел дело с *A. quinquefolia* L.

Моффет работал в Англии (Мертон) на материале коллекций ботанического сада, происхождение и точность определения которых всегда сомнительны. Другие числа по сравнению со встречаемостью 2n=30 представляют собой редкие уклонения, которые можно объяснить либо соединением редуцированной гаметы с нередуцированной (45 хромосом), либо (39, 46 хромосом) различными степенями анеуплоидии. Трудно сказать, чем объясняются данные, полученные Винге (2n=24) и Гиноше (2n=16). Можно лишь предполагать, что Винге имел в своем распоряжении гибрид *A. nemorosa* L. × *A. trifolia* L., известный под названием *A. pittonii* Glowacki. У *A. trifolia* встречается как 2n=32 (Langlet, 1932, 1949, — цит. по: Tischler, 1950; Favarger, 1965; Baumberger, 1970), так и 2n=16 (Baumbegrer, 1970). Гибрид между 30-хромосомной *A. nemorosa* и 16-хромосомной *A. trifolia* мог иметь 23 хромосомы, которые ошибочно могли быть сосчитаны как 24.

Что же касается данных Гиноше, то предположение, что он имел дело с 16-хромосомной расой *A. altaica*, по-видимому, отпадает; в своей работе этот автор приводит данные и по этому виду, так что он вряд ли мог спутать его с *A. nemorosa*. Хотя на фоне имеющегося материала подобное предположение и мало вероятно, нельзя полностью отрицать возможность сохранения в горных рефигиумах Западной Европы популяций предковой 16-хромосомной формы *A. nemorosa*.

A. altaica Fisch. ex C. A. Mey.

Ареал этого вида дизъюнктивный. Часть генеральной популяции находится на Урале, а на севере Европы достигает Архангельска, другая часть — в Средней Сибири. Имеется также небольшой островной участок распространения этого вида на юго-западном побережье оз. Байкал и участок в европейской части СССР в районе г. Пензы (Спрыгин, 1925).

По нашим определениям образцов со Среднего Урала, так же как по данным Т. И. Ростовцевой и В. В. Рубцовой для Новосибирской об-

Числа хромосом исследованных видов
(данные автора)

Вид, место сбора материала	2n	Число исследованных растений	Примечания
Anemone nemorosa L.			
Львовская обл., окр. г. Борислава	30	2	Молодой широколиственный лес
Новгородская обл., окр. г. Холма	30*	5	Участок смешанного леса
Ленинградская обл., окр. пос. Васкелово	30	18	Смешанный лес с преобладанием хвойных пород
A. ranunculoides L.			
Окр. г. Москвы	32	5	Естественное насаждение
Псковская обл., окр. г. Пскова, Снятная гора	32	5	Открытое местообитание по склону оврага
Ленинградская обл., Ломоносовский район, окр. пос. Старый Петергоф	32	7	Влажный березовый лес с фрагментами неморального комплекса
A. altaica Fisch. ex C. A. Mey.			
Свердловская обл., окр. г. Красноуфимска	32	7	Участок смешанного леса
A. uralensis Fisch. ex DC.			
Свердловская обл., окр. г. Красноуфимска	32	5	Там же
A. altaica × *A. uralensis*			
Свердловская обл., окр. г. Красноуфимска	32	4	Там же
A. sylvestris L.			
Воронежская обл., ст. Графская, Воронежский государственный заповедник	16*	15	—
Курская обл., Центрально-Черноземный заповедник	16*, 16, 32*	29, 72, 9	Исследованы растения из лесных и степных ценозов. 2n=32 найдено только у проростков.
Башкирская АССР, Учалинский р-н, окр. пос. Курамино	16	7	Березовый лес на равнине.
Челябинская обл., Ильменский государственный заповедник	16	6	Средняя часть склона Косой горы, квартал 216, лес из сосны и березы
Свердловская обл., Красноуфимский р-н, Александровские сопки	16	10	Район реликтовой степной растительности в поясе южной тайги
Алтай	16*	7	Семена получены из Новосибирского ботанического сада (собраны в естественных местообитаниях)
Красноярский край	16*	7	
A. fasciculata L.			
Армянская ССР, окр. пос. Акбулак	14*	10	—
Грузинская ССР, Казбегский р-н, окр. пос. Сно	14*	12	Открытые участки в поясе березового криволесья
A. biarmiensis Juz.			
Башкирская АССР, Учалинский р-н, окр. пос. Курамино	14	7	Березовый с примесью осины лес в верхней части невысоких гор (выс. 600 м)
Челябинская обл., Ильменский государственный заповедник	14	6	Средняя часть склона Косой горы (выс. 350 м), квартал 206, лес из сосны и березы

Продолжение

Вид, место сбора материала	2n	Число исследованных растений	Примечания
Свердловская обл., Карпинский р-н, окр. пос. Кытлым	14	7	Березовый лес на верхней части склона Второй черной горы
Пермская обл., хр. Кваркуш, ур. Цепельские поляны . .	14*	10	—
Hepatica nobilis Mill.			
Новгородская обл., Батецкий р-н, окр. пос. Батецкий	14	10	Участок смешанного леса
Ленинградская обл., ж.-д. ст. Можайское, Воронья гора	14	15	В реликтовом комплексе неморальной флоры с *Corylus avellana*, *Asarum europaeum* и другими видами на южной границе таежной зоны
Pulsatilla albana (Stev.) Bercht. et Presl			
Армянская ССР, окр. г. Еревана	16*	12	—
P. violacea Rupr.			
Грузинская ССР, окр. с. Казбеги	16*	15	Открытые щебнистые местообитания в подножии хребта
P. patens (L.) Mill.			
Воронежская обл., ст. Графская, Воронежский государственный заповедник . . .	16*	10	—
Курская обл., Центрально-Черноземный заповедник . . .	16*	20	—
P. flavescens (Zucc.) Juz.			
Башкирская АССР, Учалинский р-н, окр. пос. Курамино	16	10	Остепненные склоны гор (выс. 300 м)
Челябинская обл., Ильменский государственный заповедник	16	20	—

Примечание. Звездочкой отмечены числа хромосом, которые определялись в кончиках корешков пророщенных семян, в остальных случаях определения проводились в кончиках корешков взрослых растений.

ласти, у этого вида 2n=32. Однако в коллекциях европейских ботанических садов (Вацратот, Йена, Мюнстер) произрастают растения, у которых установлено 2n=16 (Guinochet, 1935, — цит. по кн.: Хромосомные числа цветковых растений, 1969; Baumberger, 1970). Широкое распространение растений с этим числом хромосом в ботанических садах можно объяснить практикой обмена семенами, однако привязки к определенному географическому району это число хромосом пока не имеет.

A. ranunculoides L.

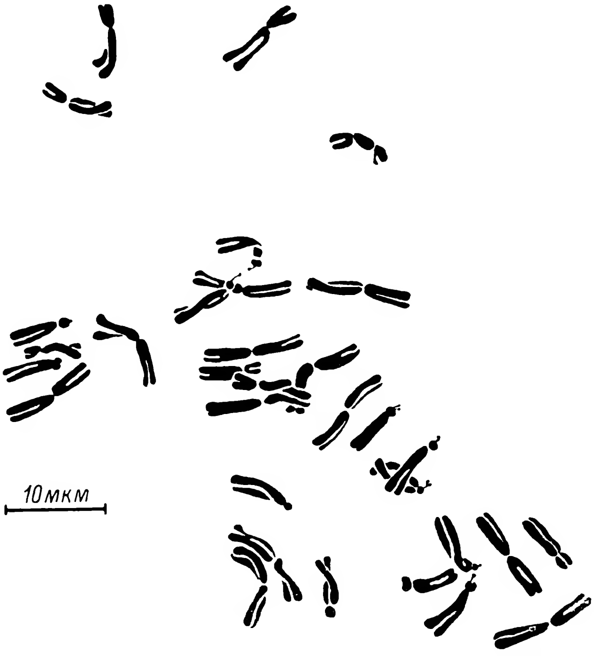
Ареал этого вида совпадает с областью распространения в Европе лиственных и смешанных лесов. В таежной зоне Северо-Востока европейской части СССР он встречается спорадически, но достигает широты Архангельска и среднего течения р. Печоры. В средней полосе доходит до Урала. Отсутствует на большей части Скандинавского полуострова и на Британских островах. Имеется островной участок ареала на Кавказе.

Для 3 пунктов европейской части СССР — в Московской, Псковской и Ленинградской областях (см. таблицу) нами было определено 2n=32. Это же число хромосом приводится Трела (1958) для 8 пунктов в Польше, Лампрехтом (Lamprecht, 1962) для 3 пунктов — в Дании, Австрии и ФРГ и Баумбергером (1970) для одной популяции из окрестностей Цюриха (Швейцария). Такое же число хромосом было определено еще 6 авторами (Langlet, 1927; Böcher, 1934; Tischler, 1934; Gregory, 1941; Bernström, 1946; Mattick, — в: Tischler, 1950; Lamprecht, 1962) у растений, культивируемых в ботанических садах. Однако В. В. Бочанцева (1971) для одной популяции, растущей под Ленинградом (Старый Петергоф), указывает новое для этого вида число — 2n=30. Соколовская (1972) в этом же районе нашла растения с 2n=28. В нашем материале из этого же района оказались только 32-хромосомные растения.

A. uralensis Fisch. ex DC.

Вид является эндемиком Среднего Урала.

Число хромосом у этого вида определено нами впервые: 2n=32 (см. рисунок). У него имеется 6 пар акроцентрических хромосом, из которых не менее 4 пар несут спутники, 4 пары субакроцентрических и 6 пар метацентрических хромосом. По строению хромосомного набора близок к *A. ranunculoides*.



Хромосомный набор *Anemone uralensis* Fisch.

В круг форм *A. ranunculoides*, кроме *A. uralensis*, входят также сибирская *A. coerulea* DC. (2n=32 — Ростовцева, Рубцова, 1972) и 16-хромосомная *A. jenisseensis* (Korsh.) Krylov (Ануфриенко, Ростовцева, 1972).

Последний вид, видимо, наиболее близок к предковой форме, которая должна была быть широко представлена в третичной флоре. От нее же, видимо, берет свое начало европейская *A. ranunculoides*, морфологически отличающаяся от *A. jenisseensis* несколько более широкими долями листьев покрывала, а кариологически — увеличенным вдвое числом хромосом. Тетраплоидный сибирский вид *A. coerulea*, имеющий синие цветки в отличие от двух вышеназванных желтоцветковых видов, по форме листьев покрывала также больше походит на *A. jenisseensis*; от нее он, возможно, и происходит независимо от европейской тетраплоидной *A. ranunculoides*.

Уральский эндемик *A. uralensis* окраской цветков (антоциановой, в нашем случае розовой и очень редко голубой — Коржинский, 1893), а также узколинейной формой долей листьев сходен с *A. coerulea*; в то же время он легко гибридизирует с *A. ranunculoides* (Коржинский, 1893) и поглощается ею, что указывает на близкое родство всех трех форм.

A. sylvestris L.

Ареал этого вида широкой полосой протягивается от Средней Европы до бассейна р. Лены в Сибири по степной, лесостепной и лесной зонам.

В таежной зоне европейской части СССР встречается спорадически. Островные участки ареала имеются на Кавказе, в Крыму и на севере Пиренейского полуострова.

Для европейской части ареала имеется большое число определений числа хромосом (Langlet, 1927, Moffet, 1932; Gregory, 1941; Gajewski, 1946, 1947; Pólya, 1949; Löve, 1954; Trela, 1958; Heimburger, 1959, 1962; Жукова, 1961; Kurita, 1961; Rothfels и др., 1966; Baumberger, 1970). Во всех этих случаях было найдено 2n=16. Только Грегори у проростков, полученных из семян растений, культивировавшихся в ботаническом саду, нашел 2n=16 и 32. Нами 32 хромосомы обнаружены в клетках кончиков корешков некоторых проростков, полученных из семян, которые прислала ботаник В. С. Жмыхова из Центрально-Черноземного заповедника (Курская область). В этом материале 32-хромосомные растения встречались в количестве около 10% среди 16-хромосомных проростков. В следующем году мы специально провели поиск 32-хромосомных растений как на территории самого заповедника, так и в его окрестностях. Было исследовано 72 взрослых растения из лесных и степных ассоциаций, но тетраплоидных среди них не обнаружено. 16-хромосомными оказались также растения из Воронежского заповедника, из 3 популяций с Южного и Среднего Урала, из Красноярского края и с Алтая. Из 2 последних мест семена были выписаны по делектусу Новосибирского ботанического сада с пометками о сборах в естественных местообитаниях.

Таким образом, на изученной части ареала данного вида взрослых тетраплоидных растений обнаружено не было, хотя тетраплоиды изредка встречаются среди проростков, выращиваемых из семян. Можно полагать, что тетраплоидный уровень не является адаптивным для этого вида.

В этом отношении интересно, что довольно близкий вид *A. parviflora* Michx., произрастающий в суровых условиях Чукотки и Аляски, также является диплоидом (8 определений показали 2n=16, одно определение — 2n=14. См. Хромосомные числа цветковых растений, 1969; Index to plant chromosome numbers for 1969).

Пока не известно число хромосом у *A. ochotensis* Fisch., замещающей *A. sylvestris* на востоке Сибири.

A. fasciculata L.

Вид распространен на Кавказе и в пределах Армянского нагорья в Турции.

По двум нашим определениям из Закавказья и с Главного Кавказского хребта 2n=14. Это же число было найдено Хеймбургер (Heimburger, 1959), получившей семена из Ботанического сада Ботанического института АН СССР в Ленинграде, П. Г. Жуковой (1961), изучавшей растения, интродуцированные в Полярно-альпийском ботаническом саду (Кольский полуостров), и Баумбергером (1970), исследовавшим материал из Советской Армении и Северного Кавказа. Однако А. П. Соколовская и О. С. Стрелкова (1948) на материале с Кавказа, определенном, правда, более широко — как *A. narcissiflora* s. l., указывают 2n=16. 2n=32 для *A. fasciculata* из коллекции ботанического сада в Мертоне (Англия) приводит Моффет.

A. biarmiensis Juz.

Вид является эндемиком Урала.

Число хромосом у этого вида, подсчитанное нами для 4 пунктов на Урале, оказалось равным 14. Такое же число оказалось у изученных Жуковой (1961) растений, интродуцированных с Урала в Полярно-альпийский ботанический сад.

Этот вид вместе с *A. sibirica* L., *A. fasciculata* L., *A. crinita* Juz. и некоторыми другими, числа хромосом у которых не определялись, входит в круг форм *A. narcissiflora* s. l. У них отмечены следующие числа: *A. narcissiflora* L. (горы Европы) 2n=14 (Sakai, 1934; Larsen, 1954; Trela, 1958; Жукова, 1961; Baumberger, 1970 — 4 определения), 14—16 (Langlet, 1927), 2n=24? (Guinochet, — цит. по: Gregory, 1941), *A. crinita* Juz. (Сибирь) 2n=14 и 28 (Жукова, 1961); *A. sibirica* (Сибирь) 2n=16 (Moffet, 1932; Соколовская, 1958б; Соколовская, Стрелкова, 1960; Baumberger, 1970 — 3 определения), 2n=14 (Соколовская, 1958а).

Таким образом, для видов этого цикла в Европе, на Урале и, вероятно, на Кавказе наиболее характерны n=7 и 2n=14, n=8 встречается, видимо, как редкая вариация. Однако в Сибири наряду с 14-хромосомными формами сформировался, вероятно, 16-хромосомный вид *A. sibirica.*

Hepatica nobilis Mill.

Вид имеет европейско-дальневосточный тип ареала.

Кроме двух наших определений (см. таблицу) имеется еще 15 определений числа хромосом у этого вида. Во всех случаях установлено 2n=14. Из них не вошли в справочник «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) данные Бочанцевой (1971), Соколовской (1972) и 8 определений Баумбергера (1970) для различных пунктов Западной Европы. Кроме того, имеются следующие единичные данные: 14+2B (Kurita, 1961; Suda, 1962); 28, 42 (Hiroe, 1957), 28 (Langlet, 1927), 16 (Sugiura, 1931, 1936). Близкие к европейской *H. nobilis* североамериканские виды *H. americana* Ker-Gawl. и *H. acutiloba* DC. имеют также по 14 хромосом (3 и 4 определения соответственно). Таким образом, в пределах европейской части своего ареала *H. nobilis* представлена диплоидной 14-хромосомной расой. На дальневосточном участке ареала наряду с 14-хромосомными растениями встречаются тетра- и гексаплоиды. Кариотип некоторых популяций, видимо, обогащен двумя B-хромосомами.

Pulsatilla patens (L.) Mill.

Ареал этого вида простирается от Центральной Европы до Зауралья и от южной границы степной зоны почти до северного полярного круга. По двум нашим определениям на материале из центральных областей европейской части СССР 2n=16. В литературе (Хромосомные числа цветковых растений, 1969; Baumberger, 1970) приводится еще 9 определений такого же числа хромосом, однако в работе Баумбергера (1970) приводится и 2n=32. Материалом в этом случае послужили взрослые растения, полученные от торговой фирмы Correvon (Gent), что значительно снижает ценность данного сообщения.

P. flavescens (Zucc.) Juz.

По 3 нашим определениям числа хромосом у взрослых экземпляров с Южного и Среднего Урала 2n=16. Для сибирского участка ареала это же число приводят Т. Б. Ануфриенко и Т. С. Ростовцева (1972). 2 определения на материале ботанических садов, выявившие такое же число хромосом, сделаны Баумбергером (1970).

Таким образом, у *P. patens* и у замещающей ее на Среднем и Южном Урале и в Сибири *P. flavescens* в природных условиях число хромосом, видимо, стабильно: 2n=16. Однако у замещающей их на востоке Сибири и в Северной Америке *P. ludovicziana* Heller (=*P. nuttaliana* (DC.) Bercht et Presl = *P. multifida* (Pritzel) Juz.) встречается как 2n=16 (Borman u. Beatty, 1955; Heimburger, 1959; Жукова, 1969), так и 2n=32 (Löve, 1954).

Заключение

Изучение чисел хромосом в географическом плане у большинства обсуждаемых здесь видов еще далеко от завершения. Совсем не исследован в этом отношении север и северо-запад европейской части СССР — Архангельская и Вологодская области, Коми АССР, где проходят северная, северо-восточная и северо-западная границы распространения таких видов, как *A. nemorosa*, *A. altaica*, *A. sylvestris*, *A. biarmiensis* и *P. patens*. Недостаточно изучен Кавказ, особенно в отношении высотных поясов. Нет данных по карпатским и западноукраинским участкам ареалов, в частности для видов, входящих в круг форм *A. narcissiflora*. Интерес представляют также реликтовые островные местообитания, например *A. altaica* из окрестностей Пензы и с побережья оз. Байкал, *A. nemorosa* с Кольского полуострова и из северной Норвегии, *A. ranunculoides* с Кавказа, *A. sylvestris* из Предкавказья и пр. Остается неизвестным географическое происхождение 16-хромосомных растений *A. altaica*. Однако относительно некоторых видов, таких как *A. nemorosa*, *A. sylvestris*, *A. ranunculoudes* и *P. patens*, можно с большой долей уверенности утверждать, что они характеризуются постоянством уровня плоидности, а имеющиеся у них вариации основного числа хромосом и уровня плоидности не имеют широкого распространения и отбором, видимо, не поддерживаются. По всей видимости, это старые виды, оптимально приспособившиеся к условиям меняющейся окружающей среды, а в случае таксонов, представленных только полиплоидами, и не имеющие возможности вернуться на диплоидный уровень. Можно полагать, что они сформировались не позднее максимума вюрмского оледенения, а, вероятно, еще раньше.

Часть рас круга форм *A. narcissiflora*, такие как *A. narcissiflora* s. str. и *A. biarmiensis*, видимо, также достаточно стабильны; однако *A. sibirica*, а возможно и *A. fasciculata* находятся либо в процессе вытеснения одной хромосомной расы другой (происходящего, видимо, в связи с постплейстоценовым потеплением климата), либо в процессе формирования высотных хромосомных рас, еще не получивших морфологической самостоятельности; тогда возраст полиплоидных рас, вероятно, не старше голоценового. К этой же группе, видимо, примыкает и *P. ludovicziana*.

Число хромосом как четкий и имеющий направленность от диплоидного к полиплоидному уровню признак, прослеженный географически и экологически, может оказаться очень полезным для понимания истории вида и эволюционного процесса в целом. С целью накопления материала по этому вопросу было бы чрезвычайно полезно включение в эту работу ботаников заповедников и периферийных научных центров, имеющих для этого большие возможности, тем более что современная методика давленых препаратов позволяет производить такие работы даже в условиях полевого стационара. Было бы полезно проводить подсчет хромосом у всех видов данной флоры, но для скорейшего получения значимых результатов, возможно, следовало бы отобрать в централизованном порядке наиболее перспективные и удобные для работы виды.

В заключение автор приносит глубокую благодарность ботаникам, присылавшим ему материал для исследования — В. С. Жмыховой, В. А. Верещагиной, М. М. Сторожевой, Т. Б. Протоклитовой и О. С. Цингер, а также Л. И. Вахтиной, оказавшей помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Ануфриенко Т. Б., Т. С. Ростовцева. (1972). Числа хромосом некоторых видов семейства *Ranunculaceae* Juss. ДАН СССР, сер. биол., 206, 5. — Бочанцева В. В. (1971). Хромосомные числа некоторых лютиковых Ленинградской области. Бот. ж., 56, 5. — Жукова П. Г. (1961). Карпология некоторых видов *Ranunculaceae* в Полярно-альпийском ботаническом саду. Бот. ж., 46, 3. — Жукова П. Г. (1969). Хромосомные числа некоторых растений северо-востока СССР. IV. Бот. ж., 54, 12. — Коржинский С. И. (1893). Флора востока Европейской России в ее систематических и географических отношениях, 2. — Ростовцева Т. И., В. В. Рубцова. (1972). Карпологическое изучение некоторых сибирских видов рода *Anemone* L. Цитология и генетика, 6, 2. — Соколовская А. П. (1958а). Соотношение между числом хромосом и величиной пыльцевых зерен у арктических видов *Ranunculaceae* и *Saxifragaceae*. Бот. ж., 40, 6. — Соколовская А. П. (1958б). Соотношение между числом хромосом и величиной пыльцевых зерен у арктических видов *Ranunculaceae* и *Saxifragaceae*. Бот. ж., 43, 8.— Соколовская А. П. (1972). Карпологическая характеристика представителей флоры Ленинградской области. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 4. — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. (1948). Географическое распределение полиплоидов. III. Исследование флоры альпийской области Центрального Кавказского хребта. Уч. зап. Гос. пед. инст. им. А. И. Герцена, 66. — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. (1960). Географическое распространение полиплоидных видов растений в Евразиатской Арктике. Бот. ж., 45, 3. — Спрыгин И. И. (1925). О находке

Anemone altaica в Арбековском заповеднике около Пензы. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Baumberger H. (1970). Chromosomenzahlbestimmungen und Karyotypanalysen bei den Gattungen *Anemone*, *Hepatica* und *Pulsatilla*. Ber. Schweizer. Bot. Gesellsch., 80. — Bernström P. (1946). Chromosome numbers in *Anemone nemorosa* a. *A. ranunculoides*. Hereditas, 32, 3—4. — Böcher T. W. (1934). Beiträge zur Cytologie der Gattung *Anemone*. Bot. Tidsskr., 42, 2. — Bormann F. H. u. A. W. Beatty. (1955). Chromosome studies of plants from the arctic slope of Alaska, I. *Ranunculaceae*. Bull. Torrey Bot. Club, 82. — Favarger C. (1965). Notes de caryologie alpine. IV. Bull. Soc. Neuchat. Sci. Nat., 88. — Gajewski W. (1946). Cytogenetic investigation on *Anemone* L. I. Acta Soc. Bot. Polon., 17, 2. — Gajewski W. (1947). Cytogenetic investigation on *Anemone* L. II. Acta Soc. Bot. Polon., 18, 1. — Gregory W. (1941). Phylogenetic and cytological studies in the *Ranunculaceae* Juss. Trans. Amer. Phil. Soc., nov. ser., 31. — Guinochet M. (1935). Contribution à l'etude genetique et cytologique du genere *Anemone*. Rev. Cytol., I. — Heimburger M. (1959). Cytotaxonomic studies in the genus *Anemone*. Canad. J. Bot., 37. — Heimburger M. (1962). Comparison of chromosome size in species of *Anemone* and their hybrids. Chromosoma, 13, 3. — Hiroe M. (1957). A cytotaxonomical study of *Anemone hepatica* L. (*Ranunculaceae*) of Japan. Bot. Mag. Tokyo, 70. — Index to plant chromosome numbers for 1968; 1969; 1970; 1971. — Kurita M. (1961). Cytological studies in *Ranunculaceae*. XVIII. Mem. Ehime Univ., V, 3. — Lamprecht H. (1962). Cytosystematische Untersuchungen an *Anemone nemorosa* L. und *A. ranunculoides* L. Beiträge Biol. Pflanz., 37. — Langlet O. (1927). Beiträge zur Cytologie der Ranunculaceen. Svensk. Bot. Tidskr., 21. — Larsen K. (1954). Chromosome numbers of some european flowering plants. Bot. Tidskr., 50. — Löve A. (1954). Cytotaxonomical evaluation of corresponding taxa. Vegetatio, 5—6. — Moffet A. (1932). Chromosome studies in *Anemone*. I. A new type of chiasma behavior. Cytologia, 4. I. — Pólya L. (1949). Chromosome numbers of some Hungarian plants. Acta Geobot. Hungarica, 6, 2. — Rothfels K., E. Sexamith, · M. Heimburger u. Krause. (1966). Chromosome size and DNA content of species of *Anemone* L. and related genera (*Ranunculaceae*). Chromosoma, 20, 1. — Sakai K. (1934). Studies on the chromosome number in alpine plants. II. Jap. J. Genet., 11. — Suda Y. (1962). Cytological observation of some taxa of *Anemone hepatica* var. *japonica*. Sci. Repts. Tohoku Univ., ser. 4, Biol., 28. — Sugiura T. (1931). A list of chromosome numbers in angiospermous plants. Bot. Mag. (Tokyo), 45, 535. — Sugiura T. (1936). Studies on the chromosome numbers in higher plants, with special reference to cytokinesis. I. Cytologia, 7. — Tischler G. (1934). Die Bedeutungen der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert an den Arten Schleswig-Holsteins, mit Ausblicken auf andere Florengebiete. Bot. Jahrb., 67. — Tischler G. (1950). Die Chromosomenzahlen der Gefässpflanzen Mitteleuropas. — Trela Z. (1958). Cytological studies in species of the genus *Anemone* L. occuring in Poland. Acta Biol. Cracov., ser. bot. — Winge Ö. (1917a). Studier over plantarigets chromosomtal ogchromosomernes betydning. — Winge Ö. (1917б). The chromosomes. Their numbers and general importance. Compt. Rend. Trav. Lab. Carlsberg, 13, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 25 IX 1973.

УДК 576.312.37 : 576.16 : 582.572.2

Н. Д. Агапова

СРАВНИТЕЛЬНО-КАРИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТРЕХ ВИДОВ РОДА *ORNITHOGALUM* L.

N. D. AGAPOVA. COMPARATIVE KARYOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THREE SPECIES OF THE GENUS *ORNITHOGALUM* L.

Статья посвящена сравнительно-кариологическому анализу трех близких видов типового подрода рода *Ornithogalum* L. Определены следующие хромосомные числа: для *O. montanum* Cyr. (*O. platyphyllum* Boiss.) — 2n=20 и n=10, для *O. tempskyanum* Freyn et Sint. — 2n=18 и n=9, для *O. arianum* Lipsky ex Vved. — 2n=18 и n=9. Различия по основному числу (x=9 и x=10) внутри вида у *O. montanum*, как и у некоторых других видов рода, по-видимому, обусловлено варьированием числа самых коротких хромосом набора. Имеется некоторое сходство кариотипов изученных видов. Самый асимметричный кариотип — у *O. tempskyanum*. Дано также краткое описание некоторых существенных для систематики морфологических признаков у трех исследованных видов.

Как неоднократно отмечалось в литературе (Feinbrun, 1941; Zahariadi, 1965, и др.), подрод *Ornithogalum* (= *Heliocharmos* Baker) представляет собой молодую в филогенетическом отношении и весьма гетерогенную группу, объединяющую виды, которые различаются по строению луковицы и оболочки семени, по форме цветоножки и коробочки, по строению листа, типу прорастания семян и т. п. Это побуждало исследователей к выделению в пределах данной группы более дробных надвидовых категорий. В одних случаях они были только намечены — series *platyphylla* и series *tenuifolia*, различающиеся по типу листа (Feinbrun, 1941), группы *montanum*, *nanum* и *tenuifolium* — по типу листа и коробочки, а также по сходству кариотипов (Cullen a. Ratter, 1967). В другом случае была разработана новая система рода (Zahariadi, 1965), и подрод *Ornithogalum*, в частности, был разбит на 7 подродов и 11 секций.

Данная заметка посвящена сравнительно-кариологическому анализу трех видов, довольно близких по некоторым признакам внешней морфологии — *O. montanum* Cyr. (*O. platyphyllum* Boiss.), *O. tempskyanum* Freyn et Sint. и *O. arianum* Lipsky ex Vved.

Первый вид широко распространен в СССР на территории Армянской ССР, Нахичеванской АССР и Азербайджанской ССР, *O. tempskyanum* встречается на ограниченной территории (Аштаракский район Армянской ССР), *O. arianum* — среднеазиатский эндемичный вид с ограниченным ареалом (Туркменская ССР, Кушкинский район).

Все три вида можно условно отнести к группе *montanum*, которую Каллен и Рэтер (Cullen a. Ratter, 1967) характеризуют следующим образом: «листья ланцетные до линейно-ланцетных, более или менее плоские, обычно шире, чем 5 мм. Плодоножки горизонтально отстоящие до восходящих. Коробочка обычно не крылатая» (стр. 314).

К этому можно добавить единый тип строения оболочки семени (этот признак как диагностический впервые отмечен Захариади — Zahariadi, 1965): эпидерма — из очень крупных клеток, кутинизированный слой, вероятно, субэпидермального происхождения. Как будет показано далее, виды, относящиеся к этой группе, характеризуются некоторой общностью кариотипических признаков.

Материал и методика

Гербарный и живой материал (луковицы) *O. montanum* и *O. tempskyanum* был собран автором в экспедициях 1964—1965 гг. на территории Армянской ССР, Азербайджанской ССР и Нахичеванской АССР. Луковицы *O. arianum* были собраны А. Л. Тахтаджяном в 1967 г. в Туркмении (Кушка) и любезно предоставлены для изучения. Материал был высажен в грунт в Ботаническом саду Ботанического института АН СССР (Ленинград), а также в горшки в оранжерее (по одному экземпляру в каждый горшок). Для определения соматического числа хромосом применялась предварительная обработка 0.25% раствором колхицина в течение 3—4 часов с фиксацией по Батталья и окраской по Фёльгену.

Кариограммы построены в результате изучения хромосом гаплоидного набора в метафазе митоза микроспор (фиксация по Батталья, окраска по Фёльгену). Средние величины получены в результате измерения хромосом 10 пластинок. Центромерный индекс (F%) вычислен по формуле $\frac{\text{длина короткого плеча}}{\text{общая длина хромосомы}} \times 100$. Хромосомы были разбиты на основные группы согласно Батталья (Battaglia, 1955), т. е. с медианной центромерой (*m*), если F% =50, с субмедианной (*sm*), если F% =49.9—25.1 и с субтерминальной центромерой (*st*), если F% =25 или меньше. Для сравнения кариотипов по степени асимметрии использовался показатель TF% — процент общей суммы длин коротких плеч от общей длины хромосом (Kapoor a. Löve, 1970). TF% =50 означает, что все хромосомы имеют медианные центромеры и, следовательно, — абсолютную симметрию кариотипа. Если TF% =0 — все хромосомы имеют терминальные центромеры, и кариотип — асимметричен.

Результаты исследования

O. montanum Cyr. — вид, описанный из Италии (Tenore, 1811—1815), широко распространенный в восточном Средиземноморье. Ранее (Агапова, 1966, 1967, 1969) кавказский материал, относящийся к этому виду, рассматривался мною как *O. platyphyllum* Boiss. Известно, что Буасье (Boissier, 1844), описавший *O. platyphyllum* из Малой Азии, позднее (Boissier, 1884) рассматривал его как *O. montanum* Cyr. (*O. platyphyllum* Boiss.) более крупного размера с более широкими листьями.

На территории южного Закавказья встречались растения такого облика наряду с экземплярами меньшего размера, с более узкими листьями (два образца из Азербайджана — очень крупные, ширина листьев — 2—2.5 см). Существенных различий между крупными и мелкими экземплярами не наблюдалось, в частности — по строению луковицы и коробочки. По мнению Турила (Turrill, 1935, tab. 9420), материал из Малой Азии и Армении близок к итальянскому, а большая часть образцов, собранных в Сирии, Иране и Ираке, близка к описанию *O. montanum* Cyr. (*O. platyphyllum* Boiss.).

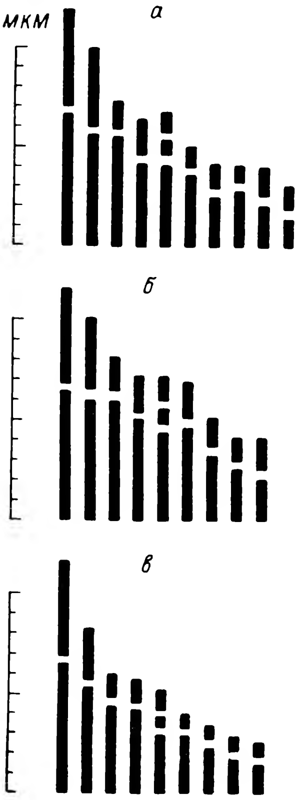


Рис. 1. Кариограммы изученных видов рода *Ornithogalum*.

а — *O. montanum*; *б* — *O. arianum*; *в* — *O. tempskyanum*.

Очевидно, *O. montanum* — полиморфный вид, что довольно характерно для широко распространенных в Средиземноморье видов *Ornithogalum*. На полиморфизм *O. montanum* указывает, в частности, Террачано (Terracciano, 1906), отмечая его изменчивость по таким признакам, как высота растения, величина луковицы, длина стрелки, длина и ширина листьев, число и размеры цветков, размеры и форма коробочки. Этим автором описано несколько вариаций с очень ограниченной территории (Monte Pollino, Италия).

Известно, что многие виды рода *Ornithogalum* трудно идентифицировать, даже располагая типовым гербарным материалом. Идеальный случай — наличие живого материала из классического местообитания, что возможно далеко не всегда. На данном этапе исследований полагаю, что *O. platyphyllum* вряд ли является самостоятельным видом (как считает, например, Фейбрюн — Feinbrun, 1941) и даже подвидом, а кавказские растения, которые определялись под этим названием, целесообразно рассматривать как *O. montanum*. Не исключено, однако, что это мнение может измениться в будущем, если будет получен дополнительный материал, который его опровергнет.

Известные для *O. montanum* достоверные хромосомные числа 2n=14, 18, 20 приведены в табл. 1. Изображения хромосом и кариограммы имеются только в работе Каллена и Рэтера (1967).

С территории Советского Союза мной изучен материал из следующих пунктов: Гехард (Армянская ССР) — 1 образец (колл. № 40), между Лериком и Космолянами (Азербайджанская ССР) — 3 образца (колл. № 39), Неграм (Нахичеванская АССР) — 2 образца (колл. № 36). Во всех образцах определено диплоидное число 2n=20 и гаплоидное число в метафазе деления микроспор — n=10. Характеристика хромосом представлена в табл. 2, кариограмма — на рис. 1, *а*, фотография — на рис. 3, *а*. В гаплоидном наборе преобладают субметацентрические хромосомы — их 6, субтелоцентрических — 4 (табл. 3). Средняя длина хромосомы набора — 5.76 мкм.

ТАБЛИЦА 1

Числа хромосом трех видов рода *Ornithogalum*

Вид	2n	Количество изученных образцов	Место сбора материала	Автор
O. montanum	16, 18	—	—	Heitz (1926)
	18	1	Сицилия	Cullen a. Ratter (1967)
	18	1	Греция	
	18	1	Ливан	То же
	18	6	Турция	» »
	14	1	»	» »
	18		Banat, Bozovici, Reşita (Румыния)	Lungeanu (1971)
O. montanum (под названием *O. platyphyllum*)	20	1	Гехард (Армянская ССР)	Агапова (1969)
	20	2	Неграм (Нахичеванская АССР)	»
	20	3	Между Лериком и Космолянами (Азербайджанская ССР)	»
O. arianum	18	2	Кушка (Туркменская ССР)	»
O. tempskyanum	18	—	—	Делоне (1925)
	18	—	—	Randolph a. Mitra (1957)
	18	3	Нор-Амберд (Армянская ССР)	Агапова (1966)
	54	1	(Munzur Dağ) (Турция)	Cullen a. Ratter (1967)

Примечание. В таблице отсутствуют указания на число изученных образцов и место сбора в тех случаях, когда этих сведений нет у автора.

ТАБЛИЦА 2

Результаты измерений хромосом (в мкм) гаплоидного набора трех видов рода *Ornithogalum*

Тип хромосомы	*O. montanum*			*O. arianum*			*O. tempskyanum*		
	длины плеч	общая длина хромосомы	F%	длины плеч	общая длина хромосомы	F%	длины плеч	общая длина хромосомы	F%
I	6.27 + 5.2	11.47	45.33	6.32 + 4.87	11.19	43.43	6.35 + 4.70	11.05	42.53
II	5.57 + 4.02	9.59	41.91	5.97 + 3.7	9.67	38.26	5.3 + 2.72	8.02	33.91
III	5.5 + 1.4	6.9	20.28	5.95 + 1.60	7.55	21.19	4.42 + 1.12	5.54	20.21
IV	4.22 + 1.7	5.92	28.71	5.02 + 1.70	6.72	25.29	4.05 + 1.12	5.17	21.47
V	4.07 + 0.52 (+1.05)	4.59 (5.64)	11.32	4.32 + 0.70 (+1.30)	5.02 (6.32)	13.94	2.85 + 0.47 (+0.95)	3.32 (4.27)	14.15
VI	3.55 + 0.97	4.52	21.46	4.62 + 1.72	6.34	27.12	2.85 + 0.6	3.45	17.39
VII	2.57 + 1.22	3.79	32.18	3.20 + 1.35	4.55	29.67	2.22 + 0.65	2.87	22.66
VIII	2.82 + 0.85	3.67	23.16	2.70 + 1.12	3.82	29.31	1.65 + 0.55	2.20	25
IX	2.02 + 1.5	3.59	41.78	1.97 + 1.62	5.59	45.12	1.40 + 0.57	1.97	28.94
X	1.45 + 1.07	2.52	42.46						

Примечание. В скобках указана длина хромосомы с учетом длины спутника, а в скобках со знаком плюс — длина спутника.

Спутничная хромосома — пятая по величине, диаметр спутника равен диаметру хромосомы.

Ни предшествующими исследователями, ни мною не обнаружено случаев полиплоидии у этого вида. Каллен и Рэтер (1967) установили в большинстве образцов *O. montanum* (из Турции, Греции, Ливана, Сицилии) 2n=18 и лишь в одном образце из Турции — 2n=14. Кариотип с 2n=14 отличается отсутствием двух пар самых коротких хромосом. В материале с территории СССР наблюдается обратное явление — наличие в соматическом наборе (2n=20) лишней пары коротких хромосом и, соответственно,

ТАБЛИЦА 3

Сравнение хромосом гаплоидных наборов трех видов *Ornithogalum*

Вид	n	Количество хромосом с определенным типом центромеры		Средняя длина хромосомы набора, мкм	Общая длина хромосом набора, мкм	TF%	д/к [1]
		sm	*st*				
O. arianum	9	7	2	6.64	59.75	30.76	3.1
O. montanum	10	6	4	5.76	57.63	32.01	4.5
O. tempskyanum	9	3	6	4.95	44.54	28.05	5.6

[1] д/к — соотношение самой длинной и самой короткой хромосом набора.

в гаплоидном наборе — одной лишней короткой хромосомы. В соматических клетках корней в интерфазных ядрах часто наблюдалось 1—2 хромоцентра, которые, возможно, соответствуют двум сверхкомплектным хромосомам.

O. arianum **Lipsky ex Vved.**, среднеазиатский эндемичный вид, описанный с территории Туркмении (Введенский, 1932), близок по признакам внешней морфологии *O. platyphyllum* Boiss. (Крашенинников, 1935). По гербарию (LE) известны следующие точки местонахождения: Закаспийская обл., Мервский уезд, между Кушкой и пограничным постом Чильдухтер, 5 IV 1916, цв., № 11, Н. В. Андросов (лектотип); Закаспийская обл., Мервский уезд, Кушкинский р-н, Чильдухтер, 27 III 1912, № 272 и 30 III 1912, № 311, А. Михельсон; Туркмения, предгорья вост. Копет-Дага, 9 км с-з. Каахна, 6 V 1963, № 119, И. Губанов; Каахна, IV 1961, А. Мещеряков.

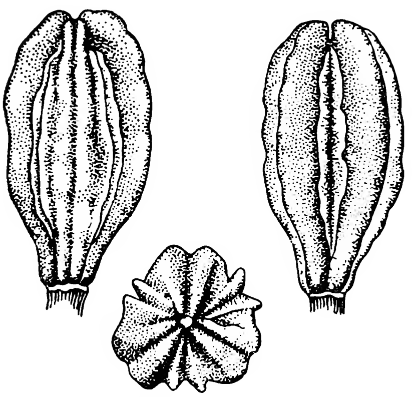


Рис. 2. Коробочка *Ornithogalum tempskyanum*.

Соматическое и гаплоидное числа хромосом у *O. arianum* определены мною впервые (табл. 1). Изучено два образца из классического местообитания (Кушка), колл. № 59. 2n=18 и n=9. Характеристика хромосом гаплоидного набора дана в табл. 2, см. также кариограмму на рис. 1, *б*, фотографию на рис. 3, *б*. В наборе преобладают субметацентрические хромосомы (7), субтелоцентрических — только две (табл. 3). Средняя длина хромосомы — 6.64 мкм; спутничная хромосома по месту в наборе и по типу — такая же, как у *O. montanum*.

O. tempskyanum Freyn et Sint. — вид, описанный Зинтенисом из Турецкой Армении (Gümüschkhane), имеет ограниченное распространение в Малой Азии и частично в Армении. Список пунктов, откуда имеются гербарные сборы этого вида, приводится в моей более ранней работе (Агапова, 1966). Там же дана детальная характеристика *O. tempskyanum* и описание специфического строения завязи и коробочки (рис. 2), присущего только этому виду.

Изображение соматических хромосом (2n=18) дано в работе Рандольфа и Митра (Randolph a. Mitra, 1957). В единственном образце (табл. 1) из Турции определено 2n=54 (Cullen a. Ratter, 1967); по морфологии хромосом установлено, что данный экземпляр является гексаплоидом с x=9.

Соматическое число хромосом (18) определено мною (Агапова, 1966) в трех образцах из Нор-Амберда (Армянская ССР). Кариотип близок описанному Рандольфом и Митра. Характеристика хромосом гаплоидного набора (n=9) из того же местообитания (колл. № 16) дана в табл. 2, см. также фотографию на рис. 3, *в* и кариограмму на рис. 1, *в*.

Кариотип характеризуется преобладанием субтелоцентрических хромосом (6) и гораздо меньшим числом (3) субметацентрических. Характерна также наименьшая среди изученных видов средняя длина хромосомы — 4.95 мкм и, соответственно, наименьшая общая длина хромосом набора — 44.54 мкм. Спутничная хромосома — того же типа, что у *O. montanum*. Кариотип *O. tempskyanum* — более асимметричный (TF% =28.05) по сравнению с двумя остальными изученными видами (табл. 3).

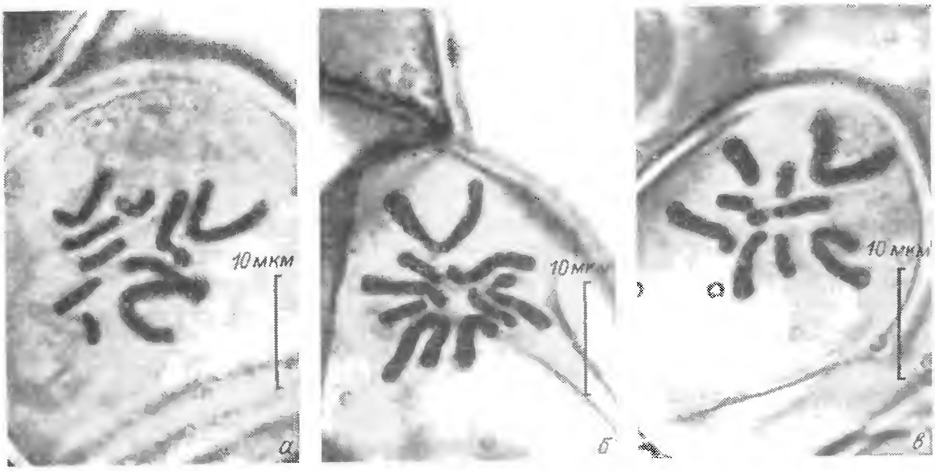


Рис. 3. Хромосомы гаплоидного набора трех видов *Ornithogalum*.
а — *O. montanum*; *б* — *O. arianum*; *в* — *O. tempskyanum*.

Некоторые морфологические особенности изученных видов

Известно, что для правильного определения многих представителей лилейных, в частности видов рода *Ornithogalum*, очень важно наблюдать некоторые признаки на живом материале (Zahariadi, 1965). Для характеристики вида существенным может быть строение луковицы и коробочки, а иногда такой признак, как тип прорастания семян.

Кратко охарактеризую в этом плане изученные виды. Луковица *O. arianum* имеет 7—8 полутуникатных, незамкнутых чешуй, не срастающихся между собой, ось соцветия прошлого года и почку возобновления (рис. 4), а луковица *O. montanum* — 3—4 туникатных, срастающихся краями чешуй и 2—3 полутуникатных, ось соцветия прошлого года и почку возобновления (рис. 5, *Б*). Как правило, все чешуи частично или полностью срастаются между собой в нижней части луковицы. Луковица *O. tempskyanum* образована тремя трубчатыми замкнутыми чешуями, осью соцветия прошлого года и почкой возобновления (рис. 5, *А*). Чешуи свободные, не срастающиеся между собой.

Завязь и коробочка *O. montanum* — с шестью тупыми, некрыловидными, сближенными попарно ребрами. Строение коробочки *O. arianum*, к сожалению, на живом материале нам наблюдать не удалось. Что касается *O. tempskyanum*, то, как уже отмечалось мною ранее (Агапова, 1966), завязь и коробочка с двойными крыловидными выростами между попарно сближенными некрыловидными ребрами коробочки (рис. 2). Такое строение пока известно только у одного этого вида. Иногда этот признак возможно рассмотреть даже на гербарном материале.

У всех трех исследованных видов мною наблюдался подземный тип прорастания семян.

На основании изучения хромосом у трех видов типового подрода *Ornithogalum*, близких по некоторым признакам внешней морфологии, можно сделать следующие выводы.

Наиболее характерным соматическим числом для исследованных видов является 2n=18. 2n=20 у *O. montanum* с территории южного Закавказья, по-видимому, является производным за счет пары самых мелких хромосом, которые могут быть дополнительными. Наличие хромоцентров в интерфазных ядрах свидетельствует в пользу этого предположения. Подобное явление описано Невесом (Neves, 1952).

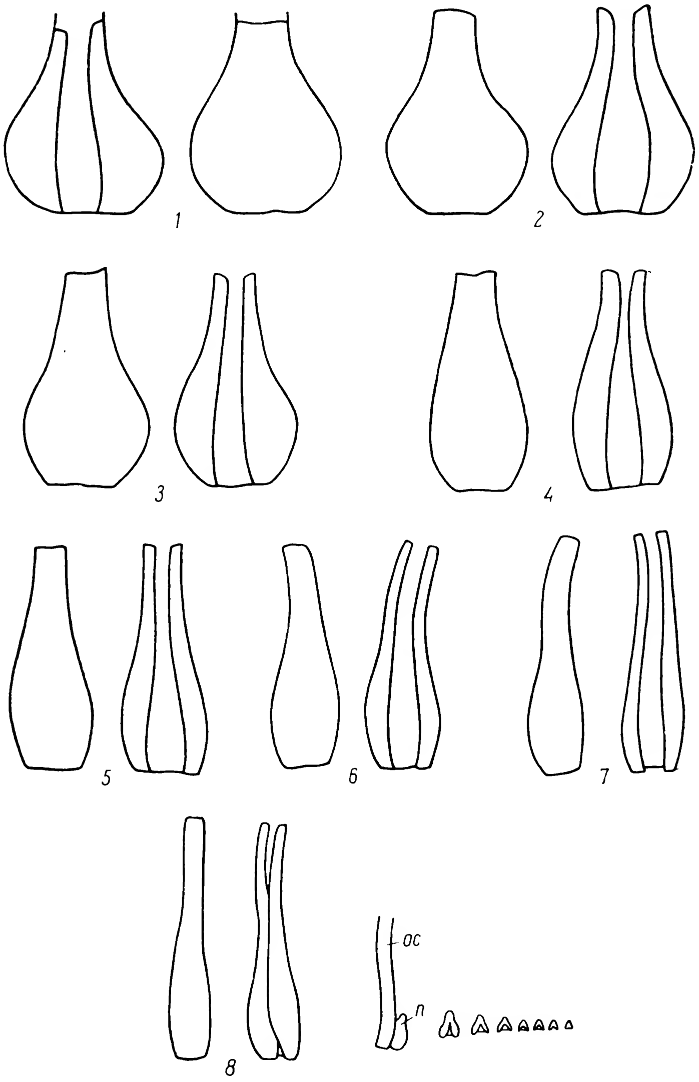


Рис. 4. Строение луковицы *Ornithogalum arianum*.

1—8 — луковичные чешуи; *ос* — ось соцветия прошлого года; *п* — почка возобновления будущего года.

Важно отметить, что не было обнаружено существенных кариотипических различий между крупными растениями (между Лериком и Космолянами), близкими к описанию *O. platyphyllum* Boiss., и растениями, приближающимися к типичному *O. montanum* Cyr. (Неграм, Гехард).

Различия в основном числе (x=9 и x=10) внутри вида, обнаруженные у *O. montanum*, — нередкое явление в роде *Ornithogalum* и, как у некоторых других видов рода, очевидно, обусловлено изменениями числа коротких хромосом (Cullen a. Ratter, 1967).

Наблюдается некоторая кариологическая общность изученных трех видов (табл. 2). В частности, спутничная хромосома занимает везде пятое место в наборе и характеризуется одним и тем же типом спутника.

Исследованные три вида являются диплоидами. Только для *O. tempskyanum* известно также гексаплоидное число (2n=54) — у растения с территории Турции (Cullen a. Ratter, 1967).

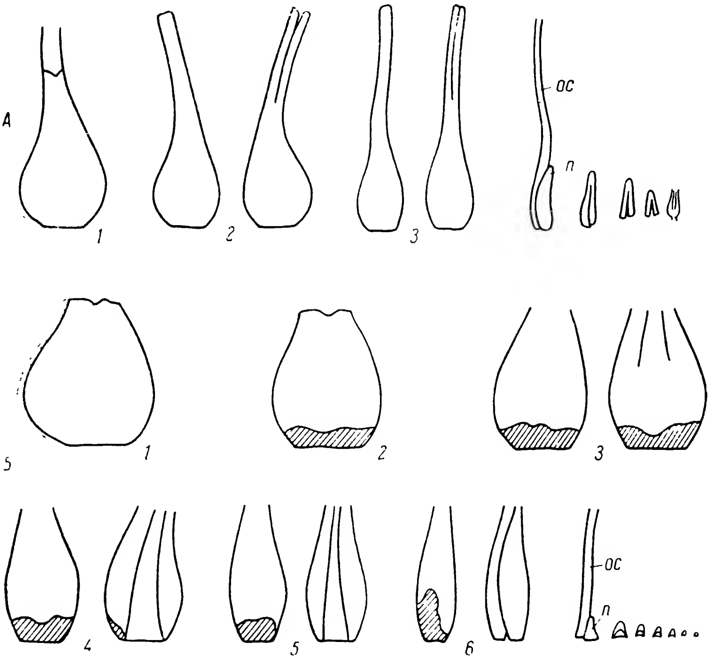


Рис. 5. Строение луковиц.

А — *Ornithogalum tempskyanum*; *Б* — *O. montanum*. *1—6* — луковичные чешуи (*штриховкой* показаны места срастания чешуй между собой); *ос* — ось соцветия прошлого года; *п* — почка возобновления будущего года.

Наиболее асимметричным является кариотип *O. tempskyanum* с TF% = =28.05, с шестью субтелоцентрическими хромосомами в гаплоидном наборе и наименьшей средней длиной хромосомы (4.95 мкм).

Возможно, что в данном случае асимметричность кариотипа является признаком специализации (Левитский, 1931; Stebbins, 1950), которая во внешней морфологии выражена в специфическом строении коробочки.

ЛИТЕРАТУРА

Агапова Н. Д. (1966). О новой находке *Ornithogalum tempskyanum* Freyn et Sint. в Армении. Биол. ж. Армении, 19, 2 : 102—105. — Агапова Н. Д. (1967). Цитосистематическое исследование кавказских представителей рода *Ornithogalum* L. Автореф. канд. дисс. — Агапова Н. Д. (1969). Род *Ornithogalum*. В кн.: Хромосомные числа цветковых растений : 403. — Введенский А. И. (1932). Род *Ornithogalum*. Флора Туркмении, 1, 1—2 : 306—307. — Делоне Л. Н. (1925). Хромосомы у видов рода *Ornithogalum*. Тр. Гос. Тимирязевск. инст., сер. 1, 3. — Крашенинников И. М. (1935). Род *Ornithogalum*. Флора СССР, 4 : 391. — Левитский Г. А. (1931). Морфология хромосом и понятие «кариотипа» в систематике. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 27 : 187—240. — Battaglia E. (1955). Chromosome morphology and terminology. Caryologia, 8 : 179—187. — Boissier E. (1844). Diagnoses plantarum orientalium novarum, 5 : 64—65. — Boissier E. (1884). Flora Orientalis, 5 : 216. — Cullen I. a J. A. Ratter. (1967). Taxonomic and cytological notes on turkish *Ornithogalum*. Not. Roy. Bot. Gard. Edinb., 27, 3 : 293—339. — Feinbrun N. (1941). The genus *Ornithogalum* in Palestine and neighbouring countries. Pallest. J. Bot., 2 : 132—150. — Heitz E. (1926). Der Nachweis der Chromosomen vergleichende Studien über ihr Zahl, Grösse und Form in Pflanzenreich. 1. Zeitschr. Bot., 18 : 625—681. — Kapoor B. M. a. A. Löve. (1970). Chromosomes of rocky mountain *Ranunculus*. Caryologia, 23, 4 : 575—594. — Lungeanu J. (1971). IOPB chromosome number reports, 34, Taxon, 20, 5—6 : 785—797. — Neves J. B. (1952). Estudos caryologicos no género *Ornithogalum* L.— Randolph L. F. a. J. Mitra. (1957). Karyotype analysis of *Ornithogalum tempskyanum*. J. Hered., 48, 5 : 213—216. — Stebbins G. L. (1950). Variation and evolution in plants. — Tenore M. (1811—1815). Flora Napolitana, 1 : 176— Terracciano N. (1906). Sull' *Ornithogalum montanum* Cyr. Rendic. Acad. Sci. fis. mat., ser. 3ª, 12, 45 : 527—531. — Turrill W. B. (1935). *Ornithogalum montanum* var. *platyphyllum* Boiss. Curtis's Bot. Mag. 158. — Zahariadi C. (1965). Sous-genres et sections mésogéens di genre *Ornithogalum* et la valeur comparative de leurs caractères, différentials. Rev. Roum. Biol. (Bot.). 10, 4 : 271—291.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 11 XI 1972.

УДК 582 : 582.669.2

Д. Х. Юхананов

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ РОДОВ *ACANTHOPHYLLUM* C. A. MEY. И *ALLOCHRUSA* BUNGE

D. KH. YUKHANANOV. TAXONOMIC RELATIONS OF GENERA *ACANTHOPHYLLUM* C. A. MEY. AND *ALLOCHRUSA* BUNGE

Одним из спорных моментов в систематических взаимоотношениях видов *Acanthophyllum* s. l. является определение места представителей подрода *Allochrusa* (Bunge) Schischk. в системе рода, так как до настоящего времени нет единого мнения о том, включать ли подрод *Allochrusa* в род *Acanthophyllum* или считать его самостоятельным родом.

Род *Allochrusa* описан А. Бунге (см. Boissier, 1867). Тип рода — *Allochrusa versicolor* (Fisch. et Mey.) Boiss. Этот вид произрастает на Кавказе. Основные признаки рода: неколючие листья, метельчатое или щитковидное соцветие, чашечка с резко выступающими ребрами, тычинки не выдаются из цветка, семяпочек 4—5.

Род *Acanthophyllum* описан К. А. Мейером (Meyer, 1831). Тип рода *Acanthophyllum mucronatum* C. A. Mey. Этот вид произрастает на Кавказе. Основные признаки рода: колючие листья, плотное щитковидное или головчатое соцветие, чашечка с нерезко выступающими ребрами, сильно выступающие из цветка тычинки, семяпочек 4—10.

Б. К. Шишкин (1936), обработав для «Флоры СССР» роды *Acanthophyllum* и *Allochrusa*, не нашел достаточных различий между ними. Роды *Acanthophyllum* и *Allochrusa* он объединил в один род *Acanthophyllum*, выделив в нем подрод *Allochrusa* (Bunge) Schischk.

В региональных «Флорах» среднеазиатских республик (за исключением «Флоры Таджикистана») принята обработка Б. К. Шишкина (1936) во «Флоре СССР». Во «Флоре Армении» (1956) и «Флоре Азербайджана» (1952) роды *Acanthophyllum* и *Allochrusa* рассматриваются как самостоятельные. П. Н. Овчинников и А. П. Чукавина (1968) также различают роды *Acanthophyllum* и *Allochrusa*. О. Н. Бондаренко (1971) не нашла достаточных отличительных признаков у этих двух родов и объединила их в род *Acanthophyllum*.

Противоречивые мнения о систематических отношениях указанных родов затрудняют определение видов *Acanthophyllum* и *Allochrusa*.

Основным районом распространения видов *Acanthophyllum* и *Allochrusa* является Средиземноморье. В СССР виды *Acanthophyllum* и *Allochrusa* произрастают преимущественно в Средней Азии, незначительное число видов имеется на Кавказе.

Исходным родом, давшим начало современному роду *Acanthophyllum*, можно считать *Drypis* Mich. ex L., распространенный в Италии и некоторых других районах Средиземноморья. Исходные формы рода *Acanthophyllum* были связаны с аридными низкогорными районами древнего Средиземья. В процессе расселения шла дивергенция, в результате которой дифференцировались 2 основные группы видов, обособившихся впоследствии в 2 рода. Основываясь на географическом распространении *Allochrusa* и *Acanthophyllum* s. l., первый род надо считать производным от второго. Жизненные формы рода *Allochrusa* в типе характеризуются большим ростом (до 80 см и более) и плоскими листовыми пластинками без колючего окончания, что свидетельствует о его более мезофитной природе. Формирование рода *Allochrusa*, видимо, шло в процессе расселения исходных форм рода *Acanthophyllum* по горным системам Средней Азии в процессе их поднятия. Не исключено, что некоторые виды *Allochrusa*, например *Allochrusa transhyrcana*, сформировались во время вторичного расселения, когда они спустились с гор на равнины (Юхананов, 1972).

Виды *Acanthophyllum* и *Allochrusa* содержат тритерпеновые сапонины — гликозиды. У некоторых из них содержание гликозидов доходит до 30%. Подавляющее большинство видов *Acanthophyllum* и *Allochrusa* обладает концентрическим поликамбиальным строением корня (Михайловская, Юхананов, 1972).

Нами была предпринята попытка разобраться в систематических взаимоотношениях рассматриваемых родов. Были исследованы растения, хранящиеся в главных ботанических учреждениях Советского Союза (Ленинграда, Москвы, Томска, Алма-Аты, Ташкента, Ашхабада, Душанбе, Фрунзе), а также материалы, собранные во время Среднеазиатских экспедиций Всесоюзного научно-исследовательского института лекарственных растений.

При изучении живых растений *Acanthophyllum* и *Allochrusa* главное внимание обращалось на их морфологию и географическое распространение.

Отличительные особенности родов *Acanthophyllum* C. A. Mey. и *Allochrusa* Bunge приведены в таблице (см. ниже).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ *ACANTHOPHYLLUM* C. A. MEY. И *ALLOCHRUSA* BUNGE

1. Полукустарники подушковидной, реже кустообразной формы, 20—40 см высоты, редко более. Цветки в плотных щитковидно-головчатых соцветиях. Листья и прицветники большей частью остро-колючие. Чашечка без ребер или с не очень резкими ребрами. Тычинки сильно выступают из венчика . . . . 1. *Acanthophyllum*.

+ Обычно рыхлые полукустарники до 50—80 см высоты, часто образующие перекати-поле. Цветки в метельчатом, реже рыхлом щитковидном соцветии. Листья и прицветники плоские, неколючие. Чашечка с 5 резкими ребрами. Тычинки не выступают или изредка незначительно выступают из венчика . . . . 2. *Allochrusa*.

Наиболее устойчивыми признаками для разграничения видов *Acanthophyllum* являются размеры и форма прицветников, чашечки и лепестков, длина тычинок, опушение растения, а для некоторых видов также число компонентов в сумме тритерпеновых гликозидов, анатомическое строение корней (Юхананов, 1971; Михайловская, Юхананов, 1972) и географическое распространение (Юхананов, 1972).

В качестве разграничительных признаков видов рода *Allochrusa* можно принять высоту растения, опушенность, размеры чашелистиков и лепестков, а для некоторых видов также число компонентов в сумме тритерпеновых гликозидов, анатомическое строение корней и географическое распространение (Юхананов, 1971).

Различия в географическом распространении растений родов *Acanthophyllum* и *Allochrusa* также подтверждают мнение Бунге о самостоятельности этих двух родов. Виды *Acanthophyllum* имеют обширный ареал. В СССР они произрастают во всех географических районах Средней Азии — от пустынь до высокогорий (до высоты 3700 м над ур. м.). Виды *Allochrusa* приурочены в основном к равнинным и предгорным поясам, достигая высоты 1700 (2000) м.

Морфологические признаки родов *Acanthophyllum* и *Allochrusa*

Acanthophyllum C. A. Mey.	*Allochrusa* Bunge
Стебли	
Как правило, низкие, до 20—40 см высоты, полукустарники. Типичная жизненная форма подушковидная	Полукустарники и травы до 80 см высоты и более. Типичная жизненная форма перекати-поле
Листья	
Шиловидно-остроколючие, редко неколючие	Всегда плоские, неколючие
Цветки	
Всегда в плотном щитковидном или головчатом соцветии	В метельчатом, редко рыхлом щитковидном соцветии
Прицветники	
Почти всегда равны чашечке или длиннее ее	Мелкие, значительно короче чашечки
Чашечка	
Трубчатая, редко кубаревидная, с 5—15 жилками; ребра, если они имеются, нерезкие	Трубчато-коническая, реже трубчатая, с 5 резко выступающими ребрами
Тычинки	
Почти всегда значительно выдаются из венчика	Как правило, почти не выдаются из венчика
Завязь	
С 4 семяпочками, редко число их удвоено или утроено	С 4—5 семяпочками
Коробочка	
В нижней части перепончатая, раскрывается 5 зубцами или разрывается	Всегда разрывающаяся, с 5 зубцами
Высотная приуроченность	
От пустынь до высокогорий, на высотах (200—300) 500—3700 м	От предгорий до среднего пояса, на высотах 400—1700 (2000) м

Таким образом, на основании имеющихся данных нужно считать правильным мнение Бунге о самостоятельности родов *Acanthophyllum* и *Allochrusa*.

ЛИТЕРАТУРА

Бондаренко О. Н. (1971). Род Колючелистник — *Acanthophyllum* C. A. Mey. Определитель растений Средней Азии. — Комаров В. Л. (1927). Флора полуострова Камчатки, 1. — Коржинский С. И. (1892). Флора востока европейской части России в ее географических взаимоотношениях, 1. — Михайловская И. С., Д. Х. Юхананов. (1972). К анатомии корня некоторых видов *Acanthophyllum* C. A. Mey. и *Allochrusa* Bunge. Бот. ж., 57, 4. — Овчинников П. Н., А. П. Чукавина. (1968). Род Аллохруза — *Allochrusa* Bunge. Флора Таджикистана, 3. — Семенов-Тян-Шанский А. (1910). Таксономические единицы вида и его подразделений. Зап. СПб. Акад. наук, XXV, 1, сер. 8. — Флора Азербайджана. (1952), 3. — Флора Армении. (1956), 2. — Флора Казахстана. (1960), 3. — Флора Киргизской ССР. (1955), 3. — Флора Таджикистана. (1968), 3. — Флора Туркмении. (1948), 3. — Флора Узбекистана. (1953), 2. — Шишкин Б. К. (1936). Род Колючелистник — *Acanthophyllum* C. A. Mey. Флора СССР, 6. — Юхананов Д. Х. (1971). Род Колючелистник *Acanthophyllum* C. A. Mey. во флоре Средней Азии как источник гликозидов гипсогенина. Канд. дисс. Всес. н.-и. инст. лекарств. растений. М. — Юхананов Д. Х. (1972). Распространение некоторых видов

Acanthophyllum C. A. Mey. и *Allochrusa* Bunge на территории Средней Азии. Бот. ж., 57, 3. — Юхананов Д. Х., В. Б. Куваев. (1971). Систематические взаимоотношения и распространение *Acanthophyllum paniculatum* Regel и *A. gypsophiloides* Regel — источников сапонинов. Растит. ресурсы, 4. — Boissier E. (1867). Flora orientalis. — Meyer C. A. (1831). Verzeichniss der Pflanzen in Caucasus und in des Caspischen Meers gefunden. — Wettstein A. (1898). Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik.

Всесоюзный
научно-исследовательский институт
лекарственных растений,
Московская область.

Получено 29 V 1972.

УДК 577.42 [581.162.1+581.134.4]581.45 : 582.448.2

И. Е. Каменцева

ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ КЛЕТОК И НЕКОТОРЫХ БЕЛКОВ ВЕСЕННИХ И ЛЕТНИХ ЛИСТЬЕВ *PULMONARIA OBSCURA* DUMORT.

I. E. KAMENTSEVA. THERMOSTABILITY OF CELLS AND SOME PROTEINS IN SPRING AND SUMMER LEAVES OF *PULMONARIA OBSCURA* DUMORT.

Сравнение теплоустойчивости клеток двух генераций листьев медуницы неясной *Pulmonaria obscura* Dumort. показало, что в весенних листьях, развивающихся при более низких температурах, способность к плазмолизу и восстановлению тетразолия подавляется при меньших температурах прогрева, чем в летних листьях. Температурные кривые активности кислой фосфатазы, выделенной из весенних и летних листьев, совпадают как в зоне оптимума, так и в зонах умеренных и повреждающих температур.

При изучении зависимости теплоустойчивости клеток растений от температуры окружающей среды многими исследователями было установлено, что у видов, растущих при более низких температурах, клетки имеют меньшую устойчивость к нагреву, чем у видов, обитающих в условиях более высоких температур. Эти данные получены как при сравнении большого числа неродственных видов, живущих в биотопах с разными температурными условиями (см. Библь, 1965), так и при сравнении температурной устойчивости клеток родственных видов, различающихся по своей теплолюбивости (Александров, 1965; Фельдман и др., 1970). Следует отметить, что представители одного вида в разных точках ареала имеют одинаковую температурную чувствительность клеток (Александров, 1965).

Наряду со сравнением температурной чувствительности клеток разных видов представляет интерес изучение у одного и того же растения теплоустойчивости органов, различающихся по температурному режиму. Имеющиеся в литературе данные о теплоустойчивости клеток разных органов немногочисленны и получены на объектах, для которых, как правило, нет прямых указаний о температурном режиме этих органов. Например, Заппер (Sapper, 1935) на 7 видах весенних растений установила, что в большинстве случаев листья менее устойчивы к нагреву, чем лепестки цветков. А. Язкулыев (1964) нашел, что эпидермальные клетки влагалищной части листа у 4 видов злаков, произрастающих в районе Ашхабада, повреждаются при более высокой температуре, чем эпидермальные клетки листовой пластинки. Г. Г. Шухтина (1965) наблюдала большую устойчивость эпидермальных клеток побегов *Spartium junceum* по сравнению с эпидермальными клетками листьев. Шнеттер (Schnetter, 1969) показал, что побеги *Tribulus cistoides* выдерживают без повреждения более высокий нагрев по сравнению с листьями. Но в этих работах температура изучаемых органов не определялась.

Нам известна всего одна работа, в которой параллельно определению теплоустойчивости клеток разных органов анализировался их температурный режим. В. Я. Александров (1956) обнаружил, что клетки листа хлопчатника менее устойчивы к нагреву, чем клетки перегородок коробочки. Сопоставление с данными Б. А. Айзенштата (1952) показало, что температура листа может быть ниже температуры перегородок коробочки на 2° и более, благодаря транспирации в листе. В этой же работе приводятся данные о том, что у 4 сортов ячменя клетки-шипики остей наружных колосковых чешуй менее устойчивы к нагреву, чем клетки влагалищной части листа. Температура этих органов не измерялась, но разница в теплоустойчивости объясняется более развитым устьичным аппаратом у остей наружных чешуй по сравнению с влагалищной частью листа. Это обеспечивает лучшее охлаждение остей путем транспирации.

Хорошим объектом для сравнения теплоустойчивости органов одного и того же растения с разным температурным режимом могут служить весенние и летние листья медуницы неясной *Pulmonaria obscura*. Медуница появляется в лесу ранней весной и вегетирует до поздней осени. Весенние листья, продолговатой формы, расположены на цветущих побегах; летние листья — прикорневые, более крупные. Весенние и летние листья развиваются и функционируют при разных температурах и различаются по ряду анатомо-физиологических свойств: для весенних листьев характерны мелкоклеточность эпидермиса, большая толщина листа, увеличение числа устьиц на единицу площади листа и более интенсивная транспирация (Горышина, 1962). Температурная чувствительность клеток весенних и летних листьев также неодинакова. Предыдущими исследованиями показано, что в клетках весенних листьев менее устойчивы к нагреву движение протоплазмы (Фельдман и др., 1966), фотосинтез и дыхание (Каменцева, 1969).

В настоящем сообщении приведены данные, полученные при определении устойчивости к нагреву еще одной клеточной функции (способности к плазмолизу), и сведения о теплоустойчивости некоторых белков (внутриклеточные дегидрогеназы и кислая фосфатаза). Кроме того, суммированы все опубликованные ранее данные, полученные при изучении температурной чувствительности других клеточных функций весенних и летних листьев медуницы. Выбор изучаемых функций позволил характеризовать как теплоустойчивость клеток (движение протоплазмы, плазмолиз), так и ткани в целом (фотосинтез, дыхание). Следует отметить, что движение и фотосинтез относятся к наиболее чувствительным показателям повреждения клетки, а нарушение способности к плазмолизу и дыхания происходит при общей гибели клетки (Александров, 1963).

Материал и методика

Для работы использовали закончившие рост листья медуницы неясной *Pulmonaria obscura* Dumort. Теплоустойчивость эпидермальных клеток изучали по способности к плазмолизу на вырезанных кусочках листа. Кусочки размером 0.5×0.7 см прогревали в воде при заданной температуре 5 мин., инфильтрировали 0.7—0.8 М раствором сахарозы и через 10 мин. весь кусочек просматривали под микроскопом в этом же растворе сахарозы. Теплоустойчивость характеризовали той максимальной температурой, при которой плазмолиз наблюдался не менее, чем в 10 клетках. Предварительно была установлена концентрация сахарозы, вызывающая пограничный плазмолиз. Она оказалась одинаковой для весенних и летних листьев (0.6 М).

Исследование теплоустойчивости внутриклеточных дегидрогеназ, ответственных за восстановление бесцветной соли тетразолия до окрашенного формазана, также проводили на кусочках листа. Вырезанные кусочки после 5 мин. прогрева инфильтрировали 0.5—1% раствором хлористого 2.3.5-трифенилтетразолия в 0.1 М фосфатном буфере с pH 7.5 и выдерживали 3 часа в этом растворе при температуре 37—38°, затем просматривали под микроскопом. Учитывали ту температуру, при которой еще наблюдали появление кристаллов формазана.

При исследовании выделенных ферментов из листьев медуницы мы столкнулись с методическими трудностями. В экстракте, полученном при растирании листьев, не удалось обнаружить активности уреазы и кислой фосфатазы, но наблюдалась активность полифенолоксидазы, которая при стоянии экстракта быстро исчезала. Это происходит из-за присутствия в листьях медуницы значительного количества дубильных веществ, среди которых фенольная фракция составляет большой процент (Гринкевич, 1960). При разрушении растительной ткани дубильные вещества, освобождаясь, входят в контакт с различными компонентами клетки и образуют нерастворимые комплексы с белками. Кроме того, фенолы окисляются до хинонов, которые также являются сильными ингибиторами ферментов. Известно, что фенолы осаждаются полиамидами (Loomis, Battaile, 1966). Поэтому, чтобы избежать инактивации ферментов, листья медуницы растирали в 5%-м растворе NaCl с порошком полиамида. Для более полной экстракции фермента гомогенат выдерживали при 5° 30 мин., затем его центрифугировали 20 мин. при 10 000 g. В надосадочной жидкости при разных температурах определяли активность кислой фосфатазы, используя в качестве субстрата 0.04 М раствор п-нитрофенилфосфата (п-нфф). Для этого инкубационную смесь (0.1 мл экстракта+0.8 мл 0.1 М цитратного буфера с pH 5.6) выдерживали 10 мин. при заданной температуре, потом приливали 0.1 мл субстрата. Реакцию останавливали через 10 мин. добавлением 1 мл 0.2 н. раствора NaOH. В результате реакции происходит отщепление фосфатной группы от п-нфф и образование п-нитрофенолата, имеющего максимум поглощения при 410 nm. После соответствующего разведения определяли оптическую плотность при 410 nm. Активность п-нитрофенилфосфатазы выражали в микромолях п-нитрофенолата на 1 мг белка в минуту (Щербакова, 1971). Белок определяли по Лоури после осаждения равным объемом 20%-й трихлоруксусной кислоты и растворением осадка в 0.25 мл 1 н NaOH.

Статистическая значимость различий средних показателей во всех опытах оценивали по t-критерию Стьюдента для p=0.05.

Результаты и обсуждение

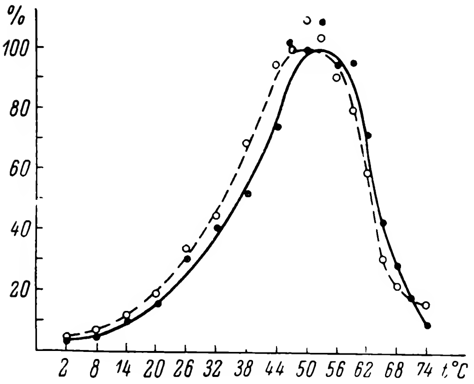
Изучение теплоустойчивости эпидермальных клеток медуницы по способности к плазмолизу показало, что весенние листья повреждаются при более низких температурах прогрева, чем летние листья. Если у клеток весенних листьев максимальная температура, при которой сохраняется способность к плазмолизу, равна 56.3°, то у клеток летних листьев эта температура равна 58.8° (см. таблицу). При сравнении теплоустой-

Теплоустойчивость клеток и некоторых белков весенних и летних листьев *Pulmonaria obscura* Dumort.
(каждая цифра является средней из 6—20 измерений)

Показатель теплоустойчивости и условия прогрева	Весенние листья (В)	Летние листья (Л)	Л—В	p
Максимальная температура, при которой сохраняется плазмолиз после 5 минут прогрева	56.3°±0.3	58.5°±0.2	+2.5°	0.01
Максимальная температура, при которой сохраняется движение протоплазмы после 5 минут прогрева	42.5°±0.1	44.1°±0.1	+1.6°	0.01
Температура 50%-го подавления фотосинтеза после 10 минут прогрева	39.5°	42.0	+2.5°	0.01
Температура 50%-го подавления дыхания после 10 минут прогрева	50.0°	53.0°	+3.0°	0.01
Максимальная температура, при которой сохраняется тетразолиевая реакция после 5 минут прогрева	54.0°±0.2	55.4°±0.2	+1.4°	0.01

чивости весенних и летних листьев ранее было показано (см. таблицу), что в клетках весенних листьев менее устойчивы к нагреву движение протоплазмы и фотосинтез, т. е. наиболее чувствительные показатели поврежденного состояния, и дыхание, которое повреждается при значительно больших дозах нагрева (Фельдман и др., 1966; Каменцева, 1969).

Теплоустойчивость системы внутриклеточных дегидрогеназ исследовалась не на выделенных, а на находящихся в клетке ферментах. Кристаллы формазана в листьях медуницы откладываются в устьичных, реже в эпидермальных клетках. В весенних листьях реакция была более интенсивной и наблюдалась на обеих сторонах листа, в то время как в летних листьях реакция была только в нижнем эпидермисе. Определение температурной чувствительности по тетразолиевому тесту проводилось в 1969 и 1970 гг. В 1969 г. способность восстанавливать тетразолий исчезала после прогрева при 54.7° и 56.0° у весенних и летних листьев соответственно. В 1970 г. подавление тетразолиевой реакции наблюдалось в результате менее интенсивных нагревов (52.9° у весенних и 54.5° у летних листьев). В обоих случаях различия в теплоустойчивости были статистически значимыми. В чем причина неодинаковой чувствительности листьев в разные годы, осталось невыясненным. В таблице приведены средние данные за 1969—1970 гг. Они говорят о том, что в системе клетки дегидрогеназы летних листьев более устойчивы к нагреву, чем дегидрогеназы весенних листьев. Разница в устойчивости составляет 1.4°.



Температурная зависимость активности п-нитрофенилфосфатазы весенних и летних листьев *Pulmonaria obscura* Dumort.

По оси абсцисс — температура 10-минутной инкубации (в ° С); *по оси ординат* — активность фермента (в % от его максимальной активности при оптимальной температуре); *сплошная линия* — кислая фосфатаза весенних листьев; *пунктирная линия* — кислая фосфатаза летних листьев; *каждая точка* среднее из 3—4 измерений.

Наряду с этим мы изучали в широком диапазоне температур активность кислой фосфатазы, выделенной из листьев. При такой постановке опыта мы рассчитывали получить, с одной стороны, представление о теплоустойчивости фермента из весенних и летних листьев (на основании хода кривых при температурах выше оптимума). С другой стороны, это давало возможность сравнить расположение температурных кривых в зоне умеренных температур. Последнее интересовало нас в связи с распространенным в литературе представлением о большей интенсивности при низкой температуре ряда физиологических и биохимических процессов у холодолюбивых видов. Нам не удалось обнаружить более высокую активность кислой фосфатазы весенних листьев в зоне умеренных и низких температур (см. рисунок). Как видно на рисунке, в левой части в сторону низких температур несколько сдвинута кривая активности фермента летних листьев; оптимум его активности лежит при 47—53°. Кислая фосфатаза весенних листьев имеет оптимум активности при 50—56°. В зоне повреждающих температур наблюдается почти одинаковая инактивация фермента из весенних и летних листьев. Небольшие различия в ходе рассматриваемых кривых активности при умеренных и повреждающих температурах и в зоне оптимума статистически не достоверны. Отсюда следует, что кислая фосфатаза, выделенная из летних листьев, не обладает более высокой устойчивостью по сравнению с кислой фосфатазой, выделенной из весенних листьев. Однако к этим данным надо подходить осторожно. Имеются сведения, что устойчивость к нагреву одного и того же фермента в системе клетки и в экстрагированном состоянии может быть различна, и один и тот же фермент, выделенный из разных объектов, может по-разному менять свою устойчивость. Например, Н. Л. Фельдман (1969) обнаружила, что при прогреве фермента в системе клетки у менее теплолюбивого вида *Leucojum vernum* кислая фосфатаза менее устойчива к нагреву, чем у более теплолюбивого вида *L. aestivum*. Но при выделении фермента из клетки его устойчивость у более теплолюбивого вида снижается больше, чем у менее теплолюбивого вида. Это приводит к выравниванию теплоустойчивости кислой фосфатазы у обоих видов вне клетки.

В таблице сведены полученные нами данные о температурной чувствительности клеток и некоторых белков весенних и летних листьев медуницы неясной. По всем изученным клеточным функциям летние листья оказались более терморезистентными. Следовательно, в процессе эволюции происходит приспособление уровня теплоустойчивости клеток к температурным условиям среды не только у разных видов, но и у разных органов одного и того же растения. Предполагается, что теплоустойчивость клеток определяется теплоустойчивостью белков (Александров, 1963). Действительно, мы видим, что теплоустойчивость дегидрогеназ в системе клетки у весенних листьев ниже теплоустойчивости дегидрогеназ летних листьев. Мы, однако, не получили такого соответствия для кислой фосфатазы, выделенной из листа. Вопрос, вызвано ли это методическими причинами, о которых говорилось выше, или тем, что в процессе эволюции не все белки меняют свою устойчивость соответственно окружающей температуре, остается пока открытым.

ЛИТЕРАТУРА

Айзенштат Б. А. (1952). Некоторые данные о температуре листьев хлопчатника. Тр. Ташкентск. геофиз. обсерв., 7,8. — Александров В. Я. (1956). Цитофизиологический анализ теплоустойчивости растительных клеток и некоторые задачи цитоэкологии. Бот. ж., 41, 7. — Александров В. Я. (1963). Цитофизиологические и цитоэкологические исследования устойчивости клеток к действию высоких и низких температур. Тр. БИН АН СССР, сер. 4, Экспер. бот., 16. — Александров В. Я. (1965). О биологическом смысле соответствия уровня теплоустойчивости белков температурным условиям существования вида. Усп. совр. биол., 60, 1. — Библь Р. (1965). Цитофизиологические основы экологии растений. — Горышина Т. К. (1962). О некоторых анатомо-физиологических особенностях весенних и летних листьев медуницы неясной (*Pulmonaria obscura* Dumort.). Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 3. — Гринкевич Н. И. (1960). К вопросу химического исследования растений мангофиллов (сообщ. 3). Аптечн. дело, 9, 5. — Каменцева И. Е. (1969). Теплоустойчивость фотосинтеза и дыхания весенних и летних листьев *Pulmonaria obscura* Dumort. ДАН СССР, 186, 4. — Фельдман Н. Л. (1969). Теплоустойчивость кислой фосфатазы из листьев двух видов *Leucojum* с разными сроками вегетации. Цитология, 11, 5. — Фельдман Н. Л., З. Т. Артюшенко и Г. Г. Шухтина. (1970). Теплоустойчивость клеток представителей некоторых родов семейства *Amaryllidaceae*. Бот. ж., 55, 12. — Фельдман Н. Л., И. Е. Каменцева и Г. Г. Шухтина. (1966). Теплоустойчивость клеток весенних и летних листьев медуницы (*Pulmonaria obscura* Dumort.). Бот. ж., 51, 6. — Шухтина Г. Г. (1965). Влияние температуры среды на теплоустойчивость клеток листьев *Catalpa speciosa* W. и некоторых других растений. Бот. ж., 50, 9. — Щербакова А. М. (1971). Теплоустойчивость кислой фосфатазы листьев озимой пшеницы, закаленной холодом. Цитология, 13, 4. — Язкулыев А. (1964). Теплоустойчивость клеток некоторых злаков Туркмении. В сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. — Loomis W. D., J. Battaile. (1966). Plant phenolic compounds and the isolation of plant enzymes. Phytochemistry, 5, 3. — Sapper I. (1935). Versuche zur Hitzeresistenz der Pflanzen. Planta, 23, 4. — Schnetter R. (1969). Blattemperatur und Transpirationsmessungen an *Tribulus cistoides* L. in Nord-Kolumbien. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 82, 3—4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 18 I 1972.

УДК 582.757.2 (470.6)

Е. Е. Гогина

О НАХОДКЕ АМЕРИКАНСКОГО МОЛОЧАЯ (*EUPHORBIA DENTATA* MICHX.) НА СЕВЕРНОМ КАВКАЗЕ

E. E. GOGINA. ON THE FIND OF *EUPHORBIA DENTATA* MICHX. IN THE NORTHERN CAUCASUS

Поздней осенью 1972 года при гербаризации растений в окрестностях г. Пятигорска на горе Машук был собран необычный по облику молочай, который при последующем определении оказался представителем американской секции *Poinsettia* (Graham) Pax, не встречающейся в восточном полушарии.

Найденный вид — *Euphorbia dentata* Michx. — по Глизону (Gleason, 1963), распространен на территории Соединенных Штатов Америки в центральной равнинной части, от штатов Иллинойс и Висконсин на востоке до Скалистых гор (штат Вайоминг) и Мексики на западе, где он произрастает на сухих почвах. Как сорняк по вторичным местообитаниям (обочины дорог, пустыри) достигает Атлантического побережья (штат Виргиния и Нью-Йорк).

Как и другие виды секции, *E. dentata* отличается лишенным обертки незонтиковидным соцветием и единственной железкой на бокальчике циатия.

Это однолетнее растение с хорошо разветвленным прямостоячим стеблем (до 20—50 см выс.) и супротивным листорасположением. Листья черешковые, с зубчиками по краю, заостренные, с обеих сторон опушенные. Соцветие скученное, с редуцированными зелеными листьями. Бокальчик имеет пять бахромчатых долей и единственную воронковидную тангентально сплюснутую мясистую железку. Трехорешник гладкий, около 5 мм в диам. Семя с небольшим придатком, грубобугорчатое, 2.5—3 мм дл.

Популяция *E. dentata* обнаружена на южном каменистом склоне горы Машук на высоте около 600 м над ур. м., в нарушенном сообществе травянистых ксерофитов. Она оказалась довольно многочисленной, но занимала ограниченную площадь.

Растения были хорошо развиты, обильно плодоносили и не проявляли никаких признаков угнетения.

Наблюдающееся в последние десятилетия усиление связей между различными странами неизбежно вызывает увеличение притока чужеродных видов в состав местных флор. Этот процесс особенно интенсивен в местах с большой текучестью населения; поэтому появление заносного вида в окрестностях такого популярного курорта, как Пятигорск, не может вызывать удивления. Поиску этого вида не уделялось специального внимания, поэтому вполне вероятно, что обнаруженное местонахождение не является единственным.

E. dentata не упоминается во «Флоре Европы» (Smith a. Tutin, 1968) в числе адвентивных видов американского происхождения. Это дает основание предположить, что в данном случае имел место занос семян из области естественного распространения вида.

Дальнейшая судьба заокеанского пришельца может, конечно, сложиться по-разному, однако соответствие условий местообитания его экологическим потребностям и сильная, к сожалению, нарушенность растительного покрова в окрестностях города дают основание считать, что он имеет шансы надолго удержаться здесь, а возможно, и войти в состав местной флоры.

ЛИТЕРАТУРА

Gleason H. A. (1963). The new Britton and Brown Illustrated Flora of the North-eastern United States and adjacent Canada, 2. — Pax F. (1896). *Euphobiaceae.*

In A. Engler. Die natürlichen Pflanzenfamilien, T. III, Abt. 5. — Smith A. R. a. T. G. Tutin. (1968). *Euphorbia* L. In Flora Europaea, V, pl. 2.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР,
Москва.

Получено 2 IV 1973.

УДК 581.9 (571.6)

Г. И. Пономарчук

О РАСПРОСТРАНЕНИИ НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ ДВУХ РЕДКИХ ВИДОВ — *POLYGONATUM DESOULAVYI* KOM. *(LILIACEAE)* И *CODONOPSIS PILOSULA* (FRANCH.) NANNF. *(CAMPANULACEAE)*

G. I. PONOMARCHUK. ON THE DISTRIBUTION IN THE FAR EAST OF TWO RARE SPECIES: *POLYGONATUM DESOULAVYI* KOM. AND *CODONOPSIS PILOSULA* (FRANCH.) NANNF.

Детальное исследование отдельных таксонов дальневосточной флоры дает возможность уточнить и расширить сведения об экологии и распространении некоторых растений, в том числе редких реликтовых видов, у которых северные границы ареалов проходят в южном Приморье и Приамурье. В настоящей статье сообщаются сведения о новых местонахождениях *Polygonatum desoulavyi* и *Codonopsis pilosula*, которые отмечены севернее известных по литературе.

Купена Десулави ***Polygonatum desoulavyi*** **Kom.**, описанная В. Л. Комаровым в 1932 г., является эндемом сравнительно небольшой части Восточной Азии. Произрастание ее отмечено для северной части п-ова Корея (Nakai, 1952), где, вероятно, находится основная часть ареала вида, отдельные местонахождения известны в южной части Приморского края. Можно предполагать также, что *P. desoulavyi* встречается и в восточной части Северо-Восточного Китая, однако сведений об этом в литературе нет. В Японии на о. Хоккайдо произрастает разновидность купены Десулави — *P. desoulavyi* Kom. var. *yezoense* (Miyabe et Tatew.) Satake.

В Приморье этот вид впервые был собран в 1922 г. Н. И. Десулави в окрестностях г. Владивостока (на о. Русском), в 1927 г. им же найден в окрестностях ж.-д. станции Анисимовка (южные отроги Сихотэ-Алиня). Отмеченные два пункта и считались крайними северными точками ареала купены Десулави. В связи с этим несомненный интерес представляют находки *P. desoulavyi*, которые были сделаны в последние годы в Приморье и приводятся нами ниже в хронологическом порядке.

Ханкайский район, в 20 км южнее с. Комиссарово, «Синие скалы», 29 V 1965, Н. С. Павлова; там же, 16 VI 1966, П. Г. Горовой; Находкинский район, Мыс Анна, 13 VI 1968, Н. С. Павлова; Шкотовский район, в верховьях р. Артемовки (долина р. Суворовки), у подножья горы Змеиной, 19 V 1972, Г. И. Пономарчук; Хасанский район, окрестности, с. Барабаш, 23 V 1972, В. В. Маханьков; Кировский район, окрестности с. Шмаковка, у подножья скал, 20 VII 1972, А. Н. Коркина.

В систематическом отношении *P. desoulavyi* близок к другому дальневосточному виду — *P. involucratum* Maxim. Согласно системе, принятой во «Флоре СССР», эти виды принадлежат к ряду *Bracteatae* Kom. П. Г. Горовой и Н. С. Павлова (1969) выделяют секцию *Bracteatae*, которая объединяет естественную группу видов — *P. desoulavyi* Kom., *P. involucratum* Maxim., *P. inflatum* Kom., *P. acuminatifolium* Kom. — и характеризуется отличительным комплексом признаков (трубчатый или почти цилиндрический околоцветник с дельтовидными зубцами, наличие листообразных или пленчатых прицветников, расположение листьев в верхней части стебля, белые горизонтальные корневища). Несомненно, *P. desoulavyi* и *P. involucratum* являются близкими видами (у них имеются два крупных прицветника, разветвленные двухцветковые цветоносы, 5—8 листьев, скученных в верхней части стебля, голые тычиночные нити); однако они легко отличимы друг от друга, а переходов между ними мы не видели при просмотре большого числа экземпляров в природе и в гербариях. *P. desoulavyi* хорошо отличается от *P. involucratum* узкими прицветниками, почти прямостоячим (а не дугообразно изогнутым) несколько ребристым стеблем, мелким сосочковидным опушением по краю листа и по жилкам. У *P. desoulavyi* прицветники находятся под самыми цветками, а у *P. involucratum* — у основания цветоножек. У живых растений *P. involucratum* листья снизу сизые, а у *P. desoulavyi* — зеленые и более жесткие.

Четкие морфологические отличия и отсутствие переходных форм свидетельствуют о длительном автохтонном развитии этих видов и глубокой дивергенции их общего предка на две отдельные ветви развития, приведшие к формированию *P. desoulavyi* и *P. involucratum*.

Распределение видов по экологии внутри ареалов несколько отлично. *P. involucratum* обладает более широкой экологической амплитудой и произрастает в кедрово-широколиственных и широколиственных лесах. *P. desoulavyi* приурочен к нижним частям склонов, реже к гребням невысоких грив южной и юго-восточной экспозиции с лесами из *Quercus mongolica*.

Ареал *P. involucratum* перекрывает ареал *P. desoulavyi* и выходит далеко за его пределы. Северная граница произрастания *P. involucratum* проходит в Хабаровском крае по р. Хор и хр. Хехцир (окрестности дер. Кузнецово) и в Амурской области в пади Желунда (долина р. Буреи), т. е. на 400—500 км севернее границы ареала *P. desoulavyi*. За пределами СССР *P. involucratum* встречается в Сев.-Вост. Китае, в северной части п-ова Корея и в Японии. Новые местонахождения *P. desoulavyi* в с. Шмаковка Кировского района отодвигают северную границу его распространения почти на 400 км, а находки в разных местах на юге Приморья свидетельствуют о более широком распространении вида в прошлом на территории Дальнего Востока.

Кодонопсис мелковолосистый ***Codonopsis pilosula*** (Franch.) Nannf. — восточноазиатская травянистая лиана, довольно широко распространенная в умеренных климатических областях Сев.-Вост. Китая и на п-ове Корея. На территории СССР вид приводится только для немногих районов Приморского края и среднего Амура. В Приморье кодонопсис мелковолосистый пока найден только в нескольких пунктах в юго-западной части края (Хасанский район): в среднем течении р. Барабашевка, вблизи дер. Овчинниково; в заповеднике «Кедровая падь», у подножья гор «Три сестры». Местообитания *C. pilosula* в указанных местах сходны. Это — тенистые пойменные леса из *Tilia amurensis*, *Syringa amurensis*, *Fraxinus mandshurica*, *Juglans mandshurica*, *Betula mandshurica*, *B. dahurica*, *B. costata*, *Acer mono*, *A. mandshuricum*, *A. pseudosieboldianum*, *Rhamnus dahurica* с кустарниковым ярусом из *Corylus mandshurica*, *Philadelphus tenuifolius*, *Lonicera maackii*, *Euonymus pauciflora* и разнообразным травянистым покровом из лесных мезофитов. Мы собирали кодонопсис мелковолосистый в 2 км от с. Барабаш (долина р. Барабашевки) на опушке типичного для южного Приморья широколиственного многопородного леса с разнообразным подлеском и травянистым покровом, а также по обочинам старых пашен, среди зарослей *Artemisia* (из групп *A. vulgaris*).

Из Приамурья в Гербарии Ботанического института АН СССР имеется только три экземпляра этого вида, собранных в 1910 г. М. Е. Семягиным во время экспедиции по Бире и Биджану («Амурская область, экспедиция по Биру и Биджан, у Царской горы, 1 VIII 1910»). После 1910 г. *C. pilosula* более никем на Амуре не собирался. Литературные данные о распространении этого вида немногочисленны (Ворошилов, 1966; Котикова и Яковлев, 1967; Пономарчук, 1966) и не конкретизируют местонахождений вида на территории Приамурья. Они, вероятно, основаны лишь на сборах 1910 г. В «Определителе растений Приморья и Приамурья» (Воробьев и др., 1966) этот вид приводится только для юго-западной части Приморского края.

Летом 1972 г. Е. Н. Здоровьевой были обнаружены популяции *C. pilosula* по долине р. Каменушки, недалеко от пос. Лондоко Еврейской автономной области Хабаровского края. Кодонопсис мелковолосистый встречается здесь группами или отдельными экземплярами в зарослях полыни среди разреженных участков пойменного леса. На правом берегу р. Каменушки он не является редким растением и отмечен здесь в нескольких местах. Названное местонахождение представляет флористический интерес и является самой северной точкой ареала *C. pilosula.*

Разобщенность местообитаний характерна и для других восточноазиатских видов. Так, например, *Adlumia asiatica* Ohwi произрастает в Японии, на п-ове Корея и в Сев.-Вост. Китае. Этот вид отсутствует в Приморском крае и встречается в Приамурье, в бассейне рек Буреи и Селемджи.

Для обоих видов характерен разрыв в ареалах более чем на 1000 км — п-ов Корея и юг Сев.-Вост. Китая (а также самый юг Приморья для *C. pilosula*), с одной стороны, и средний Амур, с другой.

Разобщенность ареала в настоящее время свидетельствует о том, что в прошлом вид был распространен более широко (Толмачев, 1962). Таким образом, присутствие *C. pilosula*, *Adlumia asiatica* (и некоторых других видов — *Brasenia schreberi* Gmel., *Nelumbium komarovii* Grossh. и др.) в Приамурье можно объяснить сокращением некогда более обширных ареалов их.

Известно, что современная флора Приморья и особенно Приамурья является дериватом третичной тургайской флоры (Васильев, 1958), но значительно беднее теплолюбивыми видами. Многочисленные палеоботанические данные свидетельствуют о былом произрастании здесь многих теплолюбивых видов растений, северная граница ареалов которых теперь пролегает значительно южнее. Лишь некоторые из них сохранились в нашей флоре до настоящего времени, но встречаются только в южных районах. Примером таких элементов третичной флоры и являются *Codonopsis pilosula* и *Adlumia asiatica*; изолированные участки их произрастания можно считать реликтовыми.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев В. Н. (1958). Происхождение флоры и растительности Восточной Сибири и Дальнего Востока. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, III. — Воробьев Д. П., В. Н. Ворошилов, П. Г. Горовой и А. И. Шретер. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — Горовой П. Г. и Н. С. Павлова. (1969). Систематика дальневосточных видов рода купена (*Polygonatum* Adans.). Комаровск. чтения, XVI. — Котикова Н. М. и Г. П. Яковлев. (1967). Материалы по географическому распространению некоторых видов рода *Codonopsis* Wall. Тр. Ленингр. химико-фармацевт. инст., 21. — Пономарчук Г. И. (1969). Обзор дальневосточных видов рода кодонопсис (*Codonopsis* Wall.). Комаровск. чтения, XVI. — Толмачев А. И. (1962). Основы учения об ареалах. — Nakai T. (1952). A synoptical sketch of Koreana Flora. — Ohwi J. (1965). Flora of Japan.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии
Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР,
г. Владивосток.

Получено 13 IV 1973.

УДК 581.14 : 581.44 : 582.475.4

Ф. А. Чепик

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ И СТРОЕНИЯ ЗАМЕЩАЮЩИХ ПОБЕГОВ У *PINUS SYLVESTRIS* L.

F. A. CHEPIK. PECULIARITIES OF FORMATION AND STRUCTURE OF REPLACIVE SHOOTS IN *PINUS SYLVESTRIS* L.

Дано сравнительное описание строения вегетативных почек *Pinus sylvestris* L. Рассмотрены особенности строения спящих почек, формирующихся в пазухах ювенильной хвои, в пазухах почечных чешуй и на вершине брахибластов (между хвоинками). Замещающие побеги классифицированы по особенностям их строения в связи с временем и характером повреждения растения. Описан морфогенез побегов шести особых типов, образованных пробудившимися почками брахибластов: с одиночной фотосинтезирующей хвоей, с крупными боковыми вегетативными почками и с микроспорофиллами вместо брахибластов.

При нормальном росте деревьев сосны аномалии в формировании и строении почек и развивающихся из них побегов встречаются сравнительно редко. Как правило, все части побега закладываются в почке в течение вегетационного периода предшествующего года. Продолжительность внепочечного роста побегов в связи с этим небольшая — около 60 суток.

Исключение составляют так называемые ивановы побеги, развивающиеся в середине и второй половине лета из почек, сформировавшихся в текущем вегетационном периоде (Кобранов, 1926; Соколов и Артюшенко, 1957; Коваленко, 1960). Исключением являются и побеги, развивающиеся из почек, формирование которых в предшествующем году проходило в несколько этапов. Это приводит к заложению катафиллов без пазушных зачатков, с зачатками брахибластов и ауксибластов, расположенных несколькими ярусами (Чепик, 1968).

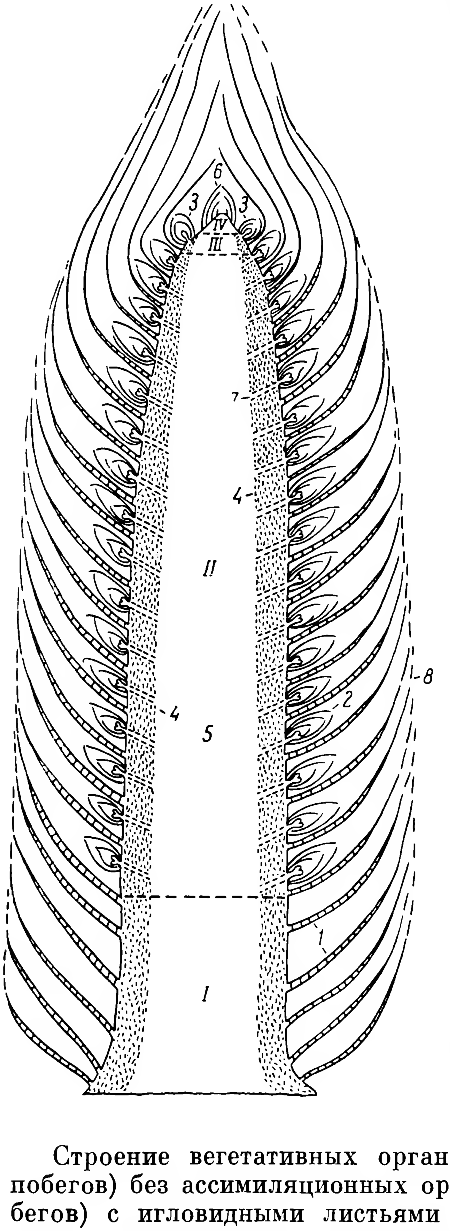


Рис. 1. Вегетативная почка у *Pinus sylvestris* L. (схема).

I — зона чешуй без пазушных зачатков; *II* — зона чешуй с пазушными почками — зачаточными брахибластами; *III* — зона чешуй с пазушными почками — зачаточными ауксибластами; *IV* — дочерняя терминальная почка. *1* — покровные чешуи; *2* — зачаточные брахибласты; *3* — зачаточные ауксибласты; *4* — формирующиеся проводящие пучки; *5* — сердцевина; *6* — чешуи дочерней терминальной почки; *7* — следы дочерних почек, связывающие их с сердцевиной материнской почки; *8* — смоляной слой.

Строение вегетативных органов сосны — ауксибластов (удлиненных побегов) без ассимиляционных органов и брахибластов (укороченных побегов) с игловидными листьями связано с особенностями строения их почек. Вегетативную почку сосны по строению пазушных (дочерних) почек и степени дифференциации клеток на ткани можно разделить на 4 зоны: I (нижняя) — зона покровных чешуй без пазушных зачатков;

II — зона кроющих чешуй с дочерними почками — зачаточными брахибластами; III — зона кроющих чешуй с дочерними почками — зачаточными ауксибластами; IV — дочерная терминальная почка (рис. 1).

Формируются эти зоны в строго определенное время вегетационного периода. Каждая часть почки образует определенную зону побега. Длина различных зон почек и частей побегов, возникающих из них, неодинакова. Так, из первой зоны, составляющей 20—40% длины почки, образуется часть побега, составляющая только 3—6% его длины. В то же время из второй зоны, составляющей 60—75% длины почки, возникает часть побега, равная 90—95% его длины. На этой части удлиненного побега располагаются брахибласты. Малая доля участия нижней зоны почки в образовании побега объясняется слабым растяжением клеток. Эта часть почки начинает формироваться на год раньше выше расположенных зон.

Число чешуй, не имеющих пазушных зачатков, у терминальных почек 10—15-летних деревьев составляет 40—70.

Часть побега, образующаяся из третьей зоны почки, имеет небольшую длину, однако здесь в течение второго вегетационного периода продолжается формирование дочерних почек — зачаточных ауксибластов, из которых к осени образуются крупные боковые почки. Таково вкратце строение вегетативной почки сосны.

В естественных условиях у сосны часто повреждаются почки и побеги. В этом случае поврежденные главные побеги могут замещаться боковыми ветвями. Однако часто замещающие побеги развиваются из спящих почек. Морфогенез и строение таких побегов у сосны весьма своеобразны; они существенно отличаются от аналогичных побегов у других видов древесных растений. Это важно для выяснения происхождения и эволюции брахибластов сосны.

Появление побегов из спящих почек сосны обыкновенной отмечалось в литературе неоднократно (Любименко, 1900; Иванов, 1916; Годнев, 1937; Юновидов, 1950; Голубинский, 1951; Крылова, 1958; Коваленко, 1963; Szappanos, 1965); однако морфогенез их изучен слабо.

Наши исследования проводились в Ленинградской области, в Лисинском и Охтинском учебно-опытных лесхозах, в лесопарке «Сосновка» и в ботаническом саду Ленинградской лесотехнической академии.

Частое повреждение сосен дало богатый материал для изучения морфогенеза замещающих побегов. Были также поставлены опыты по изучению влияния интенсивности и времени повреждения на образование побегов из спящих почек. Формирующиеся почки и растущие побеги брались в течение вегетационного периода через каждые 7—10 дней для лабораторного анализа.

У сосны обыкновенной имеется 3 типа спящих почек: 1) почки, формирующиеся в пазухах ювенильной хвои всходов; 2) мелкие (1—3 мм длиной) почки, формирующиеся в пазухах чешуй на верхушке побега ниже крупных боковых пазушных; 3) почки брахибластов, формирующиеся между хвоинками.

В строении этих почек наблюдается ряд особенностей, которые проявляются на первых этапах развития замещающих побегов.

Почки, сформированные в пазухах ювенильной хвои, имеют 6—20 развитых и 3—5 зачаточных чешуй. В пазухах некоторых чешуй могут в свою очередь сформироваться 5—10 дочерних почек — зачаточных брахибластов.

Мелкие почки мутовок у верхушек побегов имеют 15—40 развитых и 5—8 зачаточных чешуй. В пазухах последних находятся дочерние почки — зачаточные брахибласты, нередко они вовсе не формируются или же их не больше 5—10.

Почки брахибластов, как правило, небольшие (длина 0.30—0.45 мм, ширина 0.20—0.35 мм, толщина 0.08—0.10 мм); они имеют 2—6 чешуй. Диаметр и длина их конусов нарастания равны 0.04—0.05 мм (в 5—10 раз меньше конусов нарастания терминальных почек).

Время и характер повреждения дерева оказывают существенное влияние на пробуждение определенных типов спящих почек, а следовательно, и на происхождение замещающих побегов, особенности их формирования и строения.

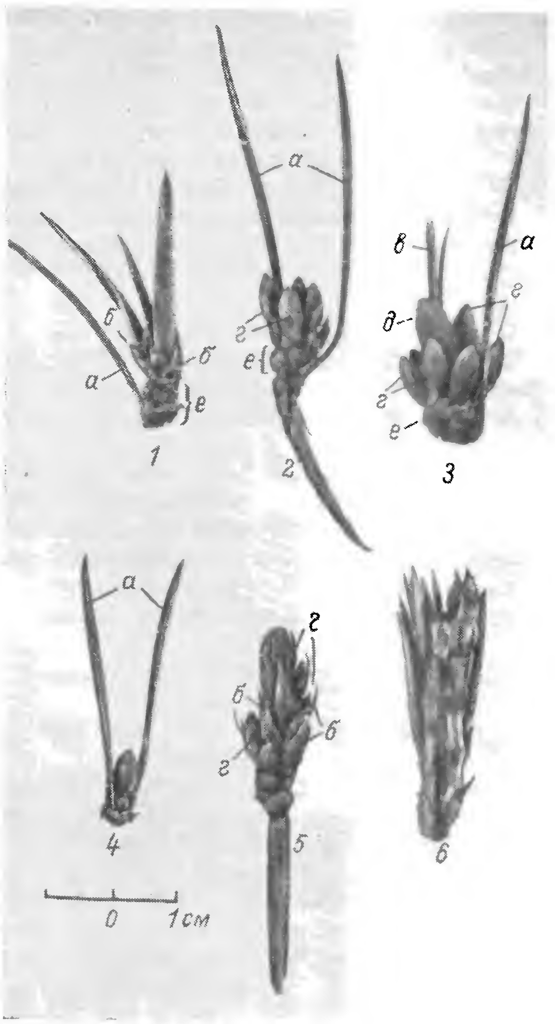


Рис. 2. Почки и побеги, развившиеся из спящих почек брахибластов 15-летних деревьев *Pinus sylvestris* L. после их повреждения.

1 — побег с одиночной фотосинтезирующей хвоей; *2* — побег с группой пазушных почек (терминальная не сформировалась); *3* — побег с группой почек и треххвойным брахибластом; *4* — крупная почка брахибласта; *5* — побег с крупными почками в пазухах нижних чешуй и в пазухах одиночной фотосинтезирующей хвои; *6* — часть годичного прироста боковой ветви, у которой был удален конус нарастания (из пазушных зачаточных ауксибластов, расположенных у линии среза, сформировались крупные почки). *а* — хвоя брахибластов, у которых началось интенсивное формирование спящих почек; *б* — одиночная фотосинтезирующая хвоя; *в* — трехвойный брахибласт; *г* — боковые пазушные почки; *д* — терминальная почка; *е* — часть стебля замещающего побега.

При повреждениях побегов сосны весной и в первой половине лета (до начала июля — времени окончания роста ауксибластов) в тот же вегетационный период из спящих почек образуются удлиненные побеги (6—8 см, иногда до 15 см длиной). Если в пазухах чешуй спящей почки в предшествующем году были сформированы зачаточные брахибласты, то из них очень быстро вырастают укороченные побеги. При отсутствии таких зачатков спящая почка сначала интенсивно увеличивается в размерах, а затем, по мере растяжения нижней ее части, формируется удлиненный побег. В этом случае одновременно с заложением конуса нарастания боковых примордиев происходит растяжение их клеток и рост всех частей удлиненного побега. Отметим, что при нормальном росте дерева формирование почки и образование из нее побега происходит в течение двух вегетационных периодов.

При повреждении растущих побегов, а также при других повреждениях во второй половине лета и осенью в спящих почках происходит интенсивное внутрипочечное формирование побегов. Побеги из них образуются на второй год (Чепик, 1969).

Слабые повреждения (удаление боковых почек или части брахибластов) весной вызывают в течение того же вегетационного периода только усиленное внутрипочечное формирование побегов в пробудившихся спящих почках. В то же время сильные повреждения (удаление терминальной почки и всех боковых крупных почек или верхушек всех побегов) в июле могут вызвать образование удлиненных побегов (3—4 см длиной) в тот же год.

Переход клеток конуса нарастания спящей почки в активное состояние сопровождается образованием чешуй и заложением в их пазухах зачатков брахибластов или, реже, других органов.

Особенности строения замещающих побегов, образовавшихся из спящих почек в год повреждения, таковы: 1) малое число (6—7) чешуй; в их пазухах нет зачатков (рис. 2 и 3); 2) образование брахибластов (иногда до 90% от числа всех побегов) с 3 и более (до 6) хвоинками (рис. 3, *3*); 3) образование на нижней части стебля вместо чешуй одиночной зеленой фотосинтезирующей хвои (рис. 2, *1*, *5*); 4) формирование у верхушки побега небольшого числа крупных боковых почек.

Ряд таких особенностей в строении замещающих побегов отмечен И. Л. Крыловой (1958) у *Pinus hamata* D. Sosn., растущей на яйле в Крыму.

Причина образования малого числа чешуй без пазушных зачатков указана выше. Формирование вместо чешуй одиночной фотосинтезирующей хвои и образование брахибластов с 3—5 (и даже 6) хвоинками наблюдается чаще у замещающих побегов, появившихся в год повреждения. Связано это, очевидно, с тем, что заложение зачатков хвои происходит в период интенсивного роста удлиненных побегов.

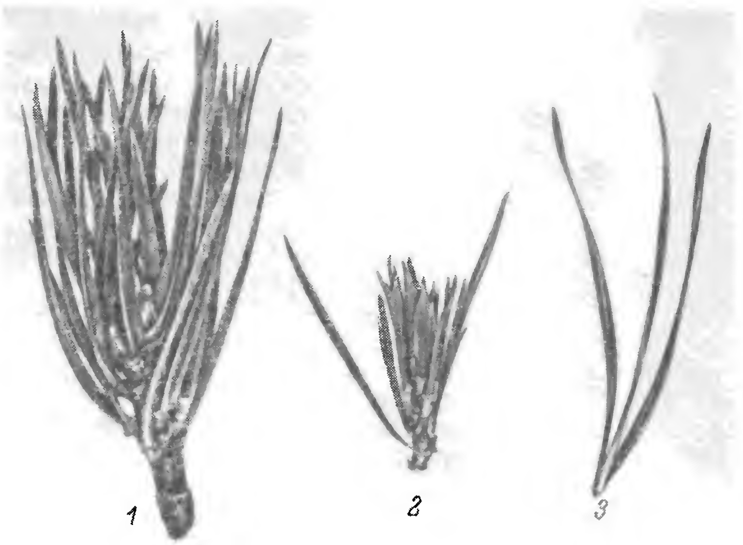


Рис. 3. Почки и замещающие побеги *Pinus sylvestris* L.

1 — часть боковой ветви с крупными почками брахибластов; *2* — побег с двух- и треххвойными брахибластами; *3* — треххвойный брахибласт.

Образование небольшого числа крупных боковых почек у верхушки замещающих побегов обусловлено одновременными процессами внутрипочечного и внепочечного формирования и роста. Это явление весьма сходно с заложением почек — зачатков ауксибластов в пазухах чешуй терминальной почки однолетнего сеянца.

Когда в год повреждения у пробудившихся спящих почек происходит только внутрипочечное формирование побегов, часть замещающих побегов, образовавшихся из них на следующий год, мало чем отличается от побегов нормально растущих деревьев.

Кроме перечисленных особенностей строения замещающих побегов, нами обнаружено 6 особых типов формирования побегов из пробудившихся спящих почек брахибластов. Хотя такие отклонения встречаются редко, они дают неоценимый материал для изучения эволюции брахибластов, происхождения хвои и закономерностей образования определенных типов побегов.

Уникальные образования обнаружены на деревьях, у которых все крупные почки (или части однолетних побегов) были удалены ранней весной. Как правило, на тех же деревьях образовались и типичные замещающие побеги, развившиеся из соседних спящих почек брахибластов.

Рассмотрим особенности их формирования. У побега первого типа (рис. 2, *1*) рост стебля быстро прекратился, когда он достиг 7 мм длины. 5 чешуй, заложенных с осени, также быстро прекратили рост; они отмерли и в виде треугольных образований темно-серого цвета покрыли основание стебля. 4 катафилла, заложенных на пробудившемся конусе нарастания почки брахибласта, в течение 25—30 дней достигли максимальных размеров (6—8 мм длины); в виде зеленых одиночных хвоинок они плотно покрывают среднюю часть стебля. Внешнее строение этих хвоинок такое же, как у нижних чешуй побега и мертвых чешуй любой вегетативной почки: они плоские и треугольной формы.

У верхушки стебля сформировались 3 крупные хвоинки (длина 23—30 мм, ширина — 3—4 мм, толщина 2.0—2.5 мм), с одной стороны плоские, с другой — выпуклые, внешне напоминающие хвою брахибластов. Заканчивается побег почкой длиной 7 мм. Ее строение такое же, как и у пробудившихся почек других брахибластов.

Особый интерес у этого побега представляют 2 типа одиночной фотосинтезирующей хвои: нижняя — треугольная плоская и верхняя — плоско-выпуклая. Несмотря на то что хвоя того и другого типа образовалась из боковых примордиев, формирование их различно. Результаты наших морфологических исследований формирующихся зачатков брахибластов сосны обыкновенной (с помощью микроскопа МБС-2), а также данные Ханавы (Hanawa, 1967), исследовавшего гистологию формирующихся брахибластов у *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc., позволяют предположить, что верхние хвоинки рассматриваемого побега были заложены в период замедления митотической активности клеток конуса нарастания. Однако активность конуса нарастания вскоре увеличилась, что обусловило образование в том же вегетационном периоде развитых хвоинок и крупной почки. Формирование побега идет в 2 этапа: пробудившаяся почка брахибласта образует небольшой побег, закладываются зачатки нового брахибласта, затем заканчивается рост хвои и формирование почки.

Рост побега второго типа (рис. 2, *2*) вначале такой же, как и у первого. Пробудившаяся почка брахибласта образует стебель длиной 6 мм, покрытый быстро отмирающими чешуями без пазушных зачатков. В пазухах 6 следующих чешуй формируются почки длиной 6—12 мм. Одновременно с усилением процессов формирования боковых почек снижается митотическая активность клеток конуса нарастания пробудившейся почки брахибласта. Поэтому терминальная почка у этого побега не сформировалась. Особенностью данного побега является то, что заложению зачатков ауксибластов (крупных боковых почек) не предшествовало заложение зачатков брахибластов.

Побег третьего типа (рис. 2, *3*) также имеет укороченный стебель (длина около 5 мм) с 7 мертвыми бурыми чешуями без пазушных зачатков. В пазухе 8-й чешуи был сформирован брахибласт с 3 хвоинками, а в пазухах последующих 6 чешуй образовались почки длиной 7—14 мм. Несмотря на большое число боковых почек и их интенсивный рост, терминальная почка полностью сформировалась, достигнув длины 17 мм.

Особенностью этого побега является одновременное (но ограниченное) заложение зачатков брахибластов и ауксибластов.

Побег четвертого типа (2, *5*) характеризуется тем, что из пробудившейся почки брахибласта образовался удлиненный побег с одиночными зелеными чешуевидными хвоинками, в пазухах которых сформировалось 11 почек длиной 6—10 мм. Их спиральное расположение у основания побега (там, где обычно закладываются брахибласты) говорит о лабильности пазушных меристем, о единстве происхождения брахибластов и ауксибластов, а также о возможном строении вегетативных органов у предков сосны.

Еще больший интерес представляют замещающие побеги с микроспорофиллами (рис. 4). Ранней весной на осушаемом сфагновом болоте в лесопарке «Сосновка» у 17-летней сосны были удалены все крупные почки.

В течение вегетационного периода несколько спящих почек брахибластов образовали удлиненные побеги (до 5.5 см длиной). В то же время у пробудившихся почек двух брахибластов, расположенных у верхушки главного побега, продолжалось интенсивное внутрипочечное формирование побегов. Весной следующего года из них образовались удлиненные побеги с 17—22 мужскими шишками. В их пыльниках сформировалась пыльца, по форме и размерам сходная с пыльцой типичных микроспорофиллов. Это показывает, что пробудившиеся почки брахибластов могут продуцировать не только вегетативные, но и репродуктивные органы.

Замещающий побег шестого типа (рис. 5 и 6) был обнаружен у 12-летней сосны в Охтинском лесхозе. Весной 1971 г. у этого дерева были удалены верхушки растущих побегов.

У 5 брахибластов, расположенных наверху сохранившейся части главного побега, в течение того же вегетационного периода сформировались крупные почки. В 1972 г. из них образовались побеги длиной 41, 34, 25, 22 и 20 см. Еще у 12 брахибластов сохранившейся части главного побега сформировались почки более крупные, чем обычно, но они остались спящими.

Особый интерес представляет морфогенез и строение самого крупного (41 см длины) замещающего побега, в основании которого в 1972 г. образовался ауксибласт длиной 14.5 см. Развился он из почки, сформировавшейся в 1971 г. в пазухе одной из нижних чешуй материнской почки.

Рассмотрим морфогенез этого побега (рис. 6). Почка брахибласта, представленная с осени 1970 г. микроскопическим конусом нарастания, после повреждения терминального побега начала усиленно формироваться, первоначально одновременно с ростом хвои. В пазухах ее первых 6 чешуй никаких зачатков не образовалось. В пазухах последующих 5 чешуй образовались почки — зачаточные ауксибласты.

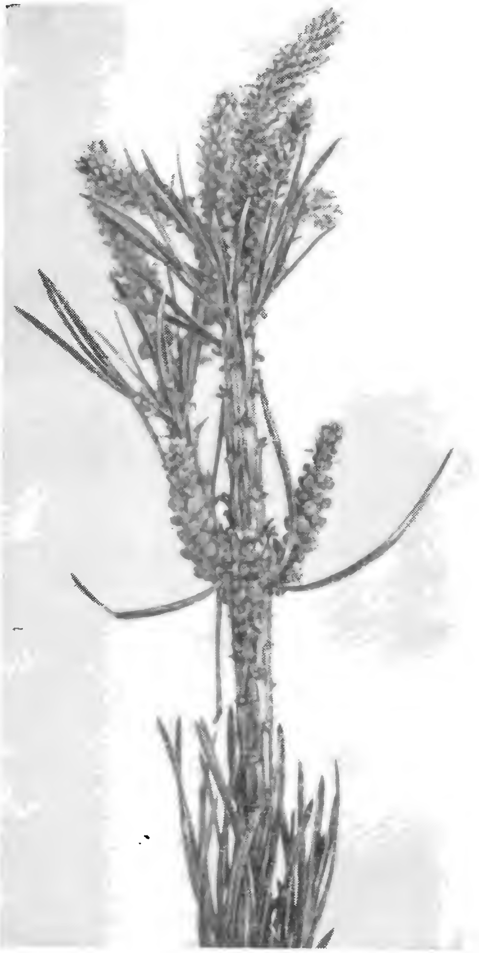


Рис. 4. Вершина 17-летнего дерева *Pinus sylvestris* L. с мужскими шишками, развившимися на замещающих побегах.

Начиная с 12-й чешуи формировались пазушные почки — зачаточные брахибласты. Таких почек заложилось 210. Закончилось формирование материнской почки заложением дочерней терминальной и 6 боковых почек (зачаточных ауксибластов).

Формирование одной из пяти нижних почек (зачаточных ауксибластов) протекало в 1971 г. интенсивно и закончилось образованием 83 чешуй (в том числе 20 нижних чешуй без пазушных зачатков и 63 чешуй с пазушными почками — зачаточными брахибластами). В 1972 г. из этой почки образовался побег длиной 14.5 см, заканчивавшийся терминальной почкой и двумя боковыми. Остальные 4 почки достигли в 1972 г. длины и ширины 1.0—2.5 мм и толщины 0.5—1.0 мм, сформировали 8—18 чешуй без пазушных зачатков, но остались спящими.

Как видим, у основания этого побега вместо брахибластов также сформированы ауксибласты.

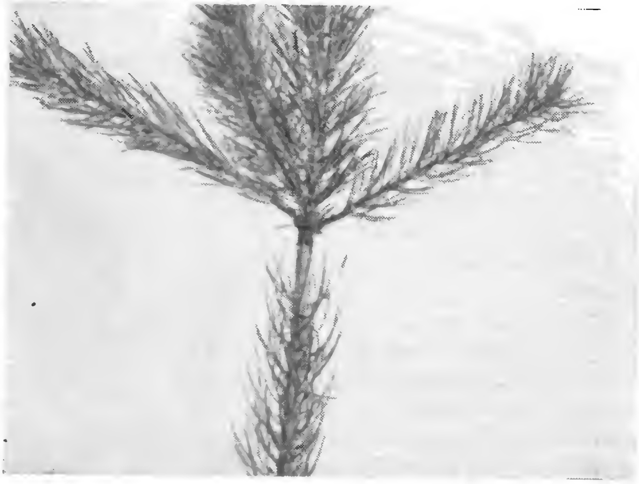


Рис. 5. Вершина 12-летнего дерева *Pinus sylvestris* L. с замещающими побегами, развившимися из почек брахибластов.

Приведенные данные опытов и наблюдений показывают, что почки брахибластов в соответствующих условиях (при повреждении в определенное время года побегов выше расположения тех или иных точек роста) могут продуцировать новые брахибласты, ауксибласты и даже побеги с микроспорофиллами. Формирование в основании замещающих побегов вместо брахибластов вегетативных и репродуктивных ауксибластов обусловлено лабильностью пазушных меристем. Резкие отклонения в строении пазушных зачатков наблюдаются в том случае, когда вследствие повреждений деревьев период интенсивного формирования почек сдвигается и накладывается на период интенсивного роста побегов.

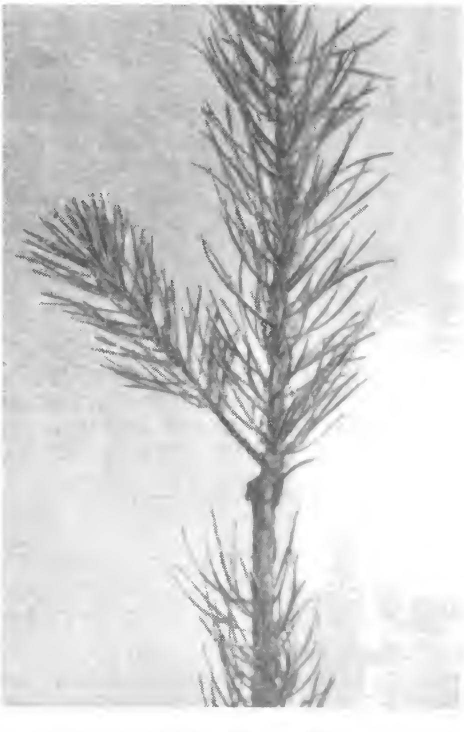


Рис. 6. Самый развитый (41 см длины) разветвленный замещающий побег 12-летнего дерева *Pinus sylvestris* L. (того же, что и на рис. 5).

Выявленные особенности в расположении и строении хвои замещающих побегов, а также образование в ее пазухе крупных боковых почек (а затем побегов) дает представление о возможном расположении и строении вегетативных органов у предков сосны.

Фотосинтезирующая одиночная хвоя замещающих побегов и хвоя брахибластов различаются формой, строением и особенностями заложения. У последних хвоя закладывается в период пониженной митотической активности клеток конуса нарастания.

ЛИТЕРАТУРА

Годнев Е. Д. (1937). О развитии порослевой сосны. Бот. ж., 22, 6. — Голубинский С. С. (1951). Массовое появление побегов из спящих почек у сосны обыкновенной. Природа, 9. — Иванов Л. А. (1916). О порослевой способности сосны. Лесн. ж., 7—8. — Кобранов Н. П. (1926). Об образовании двух побегов у обыкновенной (*P. silvestris* L.) и крымской (*P. laricio* var. *Pallasiana* Endl. et Ant.) сосен в течение одного и того же вегетационного периода. Лесоведение и лесоводство, 3. — Коваленко М. П. (1960). Многохвойность вторичных (летних) побегов *Pinus silvestris* и *P. pallasiana* на Нижнеднепровских песках. Бот. ж., 45, 1. — Коваленко М. П. (1963). Поросль у хвойных пород. В сб.: Вегетативный лес. — Крылова И. Л. (1958). Развитие замещающих побегов у сосны и бука. Бюлл. МОИП., отд. биол., 63, 3. — Любименко В. Н. (1900). О спящих почках. Тр. Императ. СПб. общ. естествоиспыт., отд. бот., 30, 3. — Соколов С. Я. и З. Т. Артющенко. (1957). Ивановы побеги у сосны. Бот. ж., 42, 5. — Чепик Ф. А. (1968). К вопросу об образовании почек у *Pinus silvestris* L. Бот. ж., 53, 11. — Чепик Ф. А. (1969). Значение спящих почек укороченных побегов сосны. В сб.: Проблемы геоботаники и биологии древесных растений. Научн. тр. Лесотехн. акад., 128. — Юновидов А. П. (1950). К биологии сосны обыкновенной. Лесн. хоз., 5. — Hanawa J. (1967). Growth and development in the shoot apex of *Pinus densiflora*. II. Ontogeny of the dwarf shoot and the lateral branch. Bot. Mag., Tokyo, 80. — Szappanos A. (1965). Nehany megfigyeles az ardeifenyö visszaszerzökepessegeröl. Erdö, 14, 9.

Ленинградская
лесотехническая академия.

Получено 7 II 1973.

УДК 581.15 : 581.4 : 582.675.1 (470.5)

С. А. Мамаев и З. Д. Зайцева

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ *TROLLIUS EUROPAEUS* L. НА УРАЛЕ ПРИ ВВЕДЕНИИ ЕЕ В КУЛЬТУРУ

S. A. MAMAEV AND Z. D. ZAITSEVA. VARIABILITY OF *TROLLIUS EUROPAEUS* L. MORPHOLOGICAL CHARACTERS IN THE URALS AFTER ITS INTRODUCTION INTO CULTURE

Рассмотрены закономерности изменчивости 27 морфологических признаков растений *Trollius europaeus* L., произрастающей в природной обстановке и в условиях культуры. Приводятся уровни изменчивости, рассчитанные по величине коэффициента вариации. Его значение колеблется от 9—10 до 40—50%. При введении купальницы европейской в культуру уровни изменчивости у половины из числа изученных признаков возрастают. Одновременно увеличиваются общие размеры растений и их органов, возрастает число генеративных побегов, листьев, цветков, семян.

Для решения важнейших вопросов таксономии необходимы данные о закономерностях изменчивости растений, в частности о пределах варьирования признаков в различных условиях среды.

В последние десятилетия накоплен большой материал о варьировании морфологических признаков в пределах вида у высших растений, причем использовались биометрические методы обработки. В нашей стране такого рода исследования ведут начало от работы В. Н. Сукачева (1918), посвященной изменчивости признаков *Caltha palustris*. Они широко были развиты Ю. А. Филипченко (1927, 1934). В более позднее время появился ряд исследований, в которых раскрываются некоторые важные закономерности варьирования признаков в пределах популяций различных видов растений, особенно древесных. Особый интерес представляет изучение морфологии растений и динамики уровней изменчивости признаков при их переносе из одних условий в другие. Так, при культивировании дикорастущих видов в ботанических садах, парках и вообще на участках, где они прежде не росли, наряду с перестройкой физиологических и биохимических процессов происходят заметные сдвиги в анатомическом строении органов (De Candolle, 1872; Bonnier, 1890, 1920; Krašan, 1900; Clements и др., 1937—1938; Clausen и др., 1940, 1948; Келлер, 1948; Синская, 1948; Аврорин, 1956; Шавров, 1958, 1967, и др.). Интересно проследить, как трансформируется при этом уровень изменчивости признаков, свойственный виду в привычной для него природной обстановке.

Поставленная задача решалась нами на примере широко распространенного на Урале вида — купальницы *Trollius europaeus* L., имеющей большое декоративное значение. Этот вид относится к сем. *Ranunculaceae*, характеризующемуся наличием примитивных черт в строении цветка. Согласно последним данным (Сипливинский, 1972), на Урале произрастает четыре вида купальницы — *Trollius europaeus* L., *T. asiaticus* L., *T. apertus* Perf. ex Igosch. и *T. ilmenensis* Sipl. При этом два последних вида образуют гибридогенные популяции. Данное обстоятельство заставляет обратить особенно большое внимание на характер изменчивости признаков купальницы. Предварительная оценка наиболее важных в систематическом отношении признаков растений, с которыми мы имеем дело (окраска цветка, соотношение размеров частей цветка, их строение), показала, что они относятся к виду *T. europaeus* L.

Мы проводили наблюдения за растениями купальницы, произрастающими в сосново-березовых лесах южной тайги Среднего Урала (три участка вблизи г. Свердловска), а также за особями, пересаженными из тех же участков в Ботанический сад Института экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР (г. Свердловск). Условия местообитания в природных местонахождениях и в культуре описаны ранее (Зайцева, 1970). Наблюдения велись в 1966—1971 гг.

Амплитуда изменчивости признаков *Trollius europaeus* L. в природе

При оценке степени варьирования признаков можно использовать крайние пределы их значений. Для более полного представления и сопоставления величины изменчивости разных признаков и видов растений целесообразно рассчитывать величину коэффициентов вариации (Яблоков, 1965; Мамаев, 1968, и др.). Он наилучшим образом характеризует амплитуду изменчивости.

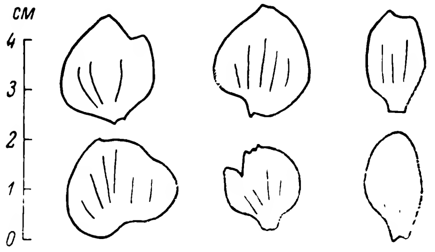


Рис. 1. Вариации формы чашелистиков *Trollius europaeus* L.

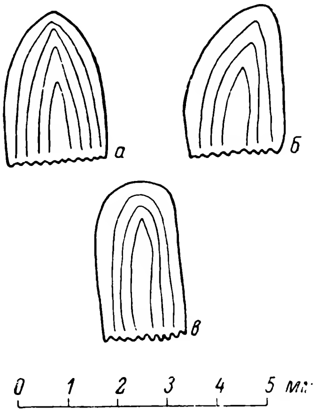


Рис. 2. Вариации формы лепестков-нектарников *Trollius europaeus* L. (×20).

а—в — 3 типа. Подробнее в тексте.

Расчеты показывают, что амплитуда изменчивости морфологических признаков купальницы европейской колеблется очень сильно — величина коэффициента C изменяется от 9—10% до 40—50% (табл. 1). Пользуясь разработанной одним из авторов классификацией (Мамаев, 1970),

ТАБЛИЦА 1

Изменчивость морфологических признаков *Trollius europaeus* в природных местообитаниях

№ п. п.	Признаки	Средняя величина С% за 4 года наблюдений	Крайние значения признаков
1	Высота растений (см)	9.5	35—72
2	Прикорневые листья:		
	а) длина лопасти (см)	24.1	2.0—7.5
	б) ширина лопасти (см)	28.6	1.0—5.5
	в) длина черешка (см)	20.9	9.0—33.0
	г) число зубцов на лопасти	24.5	6—48
	д) общее количество листьев на растении	35.3	1—4
3	Стеблевые листья:		
	а) длина лопасти (см)	15.2	2.5—8.0
	б) ширина лопасти (см)	22.4	1.2—4.0
	в) число зубцов на лопасти	21.7	11—42
	г) общее количество листьев на растении	18.0	1—3
4	Длина междоузлия (см)	31.3	5.0—34.5
5	Длина цветоноса (см)	42.2	2.0—12
6	Количество генеративных побегов	0	1
7	Количество цветков на растении	10.8	1—3
8	Цветки:		
	а) длина внешних лепестковидных чашелистиков (мм)	13.3	10—25
	б) их ширина (мм)	10.2	8—23
	в) их количество	11.6	9—15
	г) длина лепестков-нектарников (мм) . .	11.2	4.5—8.5
	д) их ширина (мм)	14.8	0.5—1.05
	е) длина тычинок (мм)	13.4	55—10.2
	ж) длина пыльников (мм)	11.0	1.9—2.05
9	Плоды:		
	а) высота (мм)	10.4	7.0—12.0
	б) диаметр (мм)	11.5	11.0—20.0
10	Количество семян в плоде	53.2	75—280
11	Листовки:		
	а) длина (мм)	10.6	5.0—11.0
	б) ширина (мм)	16.1	2.0—4.0
	в) количество в плодике	20.7	12—42

можно распределить изученные признаки по соответствующим уровням изменчивости: 1) **низкий** (С=7—12%) — высота растения; половина признаков, характеризующих цветок; большая часть признаков плода и листовки; число генеративных побегов вообще стабильно (С=0%); 2) **средний** (С=13—20%) — часть показателей, характеризующих стеблевые листья, и значительная часть признаков цветка; 3) **повышенный** (С=21—30%) — почти все признаки прикорневых листьев; некоторые признаки, характеризующие стеблевые листья; количество листовок в плоде; 4) **высокий и очень высокий** (С $>$ 30%) — общее количество прикорневых листьев на растении; длина междоузлия и цветоноса; количество семян в плоде.

Как видно, здесь представлены только так называемые количественные признаки, дающие представление главным образом о размере органов. Из них наименьшей изменчивостью характеризуются многие признаки цветка и плода. Однако в пределах цветка купальницы выявляется значительное варьирование по другим показателям, например по форме лепестков-нектарников, лепестковидных чашелистиков, по интенсивности их окраски и т. д. Так, форма основания чашелистиков изменяется от овальной до сердцевидной, форма его верхушки от острой до тупой и т. д. (рис. 1). Иногда они могут быть неправильно лопастными. Лепестки-нектарники разделяются на три хорошо выраженных типа: а) с симметрично расположенной треугольной верхушкой и правильным дугонервным жилкованием; б) с несимметричной верхушкой и неправильным жилкованием; в) с уплощенной верхушкой и дугонервным жилкованием (рис. 2).

При довольно значительном разнообразии строения чашелистиков линейные размеры колеблются мало. Также мала и изменчивость общей величины растений. Интересно, что размеры междоузлий и цветоноса, величина которых входит составной частью в показатель, характеризующий общую высоту растения, варьируют очень сильно. Но общие размеры особи стабилизированы и колеблются в небольших пределах.

Когда речь идет об изменчивости цветка, то слабое варьирование размеров его органов можно отнести за счет стабилизирующего отбора, обусловленного спецификой опыления цветка насекомыми (Берг, 1964). Причину же возникновения стандартного общего размера самого растения при одновременном значительном отклонении размеров его частей (листьев, междоузлий и т. д.) объяснить трудно.

Изменчивость признаков *Trollius europaeus* L. в условиях культуры

При переносе растений из природной обстановки в условия культуры возникает целый ряд отклонений в строении их органов (табл. 2). Среди них следует отметить прежде всего общее увеличение размера растений (на 20—30%). С этим увеличением коррелирует повышение всех показателей, характеризующих прикорневые листья. При этом линейные раз-

ТАБЛИЦА 2

Пределы изменчивости морфологических признаков *Trollius europaeus* в природе и в условиях культуры

№ п. п.	Признаки	Средние величины (за 4 года)	
		в природных местообитаниях	в ботаническом саду
1	Высота растений (см)	41.9—57.4	49.8—74.4
2	Прикорневые листья:		
	а) длина лопасти (см)	4.0—7.0	6.3—8.3
	б) ширина лопасти (см)	2.2—3.5	3.1—4.5
	в) длина черешка (см)	14.5—22.9	19.9—37.9
	г) число зубцов на лопасти	22.5—32.3	29.0—42.5
	д) общее количество листьев на растении	1.4—6.0	14.6—24.6
3	Стеблевые листья:		
	а) длина лопасти (см)	3.9—6.9	4.8—7.0
	б) ширина лопасти (см)	1.9—2.8	2.0—2.9
	в) число зубцов на одной лопасти	13.2—24.4	17.0—31.3
	г) общее количество листьев на генеративном побеге	1.5—2.0	1.7—1.9
4	Длина междоузлия (см)	15.7—19.4	14.0—21.3
5	Длина цветоноса (см)	4.8—7.4	5.0—24.3
6	Количество генеративных побегов в кусте	1.0	2.3—9.3
7	Количество цветков на растении	1.0—1.1	3.4—17.2
8	Цветки:		
	а) длина лепестковидных чашелистиков (мм)	20—21	22—26
	б) их ширина (мм)	18—20	20—25
	в) их количество	10.5—11.8	10.5—12.6
	г) длина лепестков-нектарников	5.8—6.9	5.7—8.3
	д) их ширина (мм)	0.9—1.1	0.9—1.1
	е) длина тычинок (мм)	8.1—9.0	8.5—8.8
	ж) длина пыльников (мм)	2.2—2.5	2.3—2.8
9	Плоды:		
	а) высота (мм)	9.3—10.6	9.8—10.7
	диаметр (мм)	14.1—15.3	14.0—17.1
10	Количество семян в плоде	72—149	193—310
11	Листовки:		
	а) длина (мм)	7.2—8.4	6.8—8.3
	б) ширина (мм)	3.2—3.5	2.5—3.6
	в) количество в плодике	18—29	29—44

меры лопасти и черешка изменяются также примерно на 20—30%, а общее количество листьев возрастает очень сильно — вместо обычных 1—4 листьев на каждом растении формируется 15—25. Разрастаются также вторые стеблевые листья и прицветники. Во многих случаях наблюдается сильное увеличение цветоноса. Заметно возрастает количество листовок и количество семян, образующихся в каждом плодике (в 2 раза). Остальные количественные признаки или не изменяются, или показывают относительно небольшой прирост на 10—20%.

Как известно, чашелистики в цветке купальницы расположены несколькими кругами. Если в лесу таких кругов насчитывается обычно 2—3, очень редко 4, то в культуре число их достигает 4 и даже 5. Происходит некоторое изменение количества лепестковидных чашелистиков по кругам. В природных условиях наиболее часты цветки с 11—12 чашелистиками. В культуре вариабельность по этому признаку возрастает. Отмечались цветки, у которых число чашелистиков достигало 18—20, а встречаемость цветков с 13—16 чашелистиками увеличивалась в некоторые годы на 10—12%. При этом в условиях культуры размеры чашелистиков во внешних кругах имеют некоторую тенденцию к увеличению. Происходит и изменение формы лепестков. У чашелистиков в условиях культуры чаще, чем в природе, появляется надрезанность и расчленение пластинки; у нектарников редко образуются пластинки типа *а* (рис. 2) и преобладают формы с разнообразно усеченной или искривленной верхушкой.

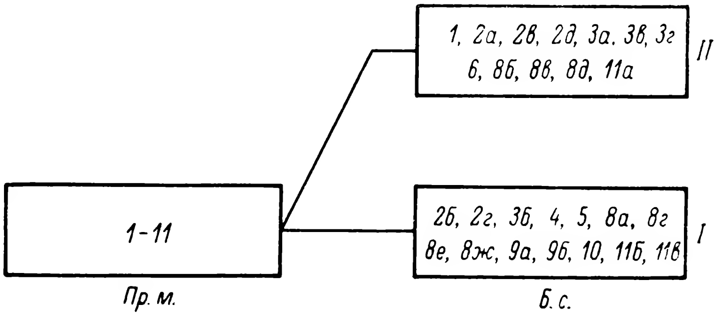


Рис. 3. Изменение уровней изменчивости признаков *Trollius europaeus* L. (*1—11*) при введении ее в культуру.

Уровни изменчивости признаков: ***Пр. м*** — в природных местообитаниях; *Б. с* — в ботаническом саду. *I* — уровень остался прежним; *II* — повышение изменчивости на 1 уровень. Номера признаков расшифрованы в табл. 1.

Как же изменяются уровни изменчивости отдельных признаков купальницы европейской при ее развитии в ботаническом саду? Оказалось, что различные признаки показывают неодинаковую закономерность (рис. 3). Из 28 признаков 15, или почти половина, не претерпевают существенной трансформации уровня изменчивости, остальные 13 перешли на более высокий уровень. Увеличилась амплитуда изменчивости высоты растения, размеров и количества прикорневых и стеблевых листьев, некоторых признаков цветка (ширины и количества лепестковидных чашелистиков). Возросла изменчивость длины листовки. Но особенно сильно возросла степень варьирования количества цветков на одном растении. В то же время многие признаки вегетативных и особенно генеративных органов купальницы в условиях культуры варьируют не сильнее, чем в природной обстановке

Обсуждение результатов исследования

В фенотипической изменчивости купальницы европейской проявляются определенные закономерности. Следует прежде всего отметить, что у метамерных органов их линейные размеры обычно имеют меньшую амплитуду изменчивости, чем их количество. Так, уровень изменчивости количества листьев на растении обычно выше уровня изменчивости длины или ширины лопасти. Количество семян варьирует сильнее, чем их размеры. Здесь проявляется закономерность, которую мы отметили для видов древесных растений (Мамаев, 1968, и др.), а еще раньше Ю. А. Филипченко (1934) для злаков. Однако у купальницы нередки случаи, когда уровень изменчивости числа органов не превышает уровня изменчивости их размеров. Такая картина наблюдается в отношении стеблевых листьев и частично — лепестковидных чашелистиков. Здесь количественная сторона органогенеза генетически более жестко закодирована.

Генеративная сфера в целом отличается несколько повышенной стабильностью признаков. Уровни изменчивости размеров органов цветка, как правило, ниже по сравнению с уровнем изменчивости листьев. Таково же мнение М. А. Розановой (1946), Е. Н. Синской (1948) и других. Однако по некоторым показателям уровни изменчивости генеративных и вегетативных органов сближаются, так как в пределах каждой из этих групп имеются признаки с разнообразной амплитудой изменчивости.

Условия культуры — благоприятный микроклимат, высокий уровень минерального питания, отсутствие конкуренции со стороны других видов растений — ведут к разрастанию особей купальницы, увеличению их вегетативной массы и количества репродуктивных органов. Одновременно наблюдается усиление варьирования ряда признаков, переход их на более высокий уровень изменчивости. Случаи снижения уровня изменчивости не обнаружены. Наряду с этим довольно значительная часть признаков не проявляет заметной трансформации при переносе растений из природных местообитаний в культуру. Они не показывают изменений как в отношении их количественной характеристики (по абсолютным величинам), так и по амплитуде изменчивости. Среди этих признаков есть показатели, характеризующие вегетативные органы, но основная часть их относится к генеративной сфере. Изменившиеся условия среды в данном случае не усиливают степени изменчивости целого ряда признаков генеративных органов.

Какое значение могут иметь указанные закономерности для таксономии? Во-первых, знание величин амплитуды изменчивости признаков позволяет установить необходимое количество измерений для получения достоверных данных. Так, мы установили, что для относительно точной характеристики (P=3%) дикорастущей популяции купальницы европейской достаточно измерить среднюю величину чашелистиков, лепестков, тычинок или количество цветков у 15—20 растений. Для определения средней длины лопасти листа нужно сделать замеры не менее чем у 30—40 экземпляров, а для определения среднего количества семян — у нескольких сотен особей. При изучении купальницы в культуре необходимо заметно увеличить число измерений размеров листьев, количества цветков и семян и почти в той же степени для определения размеров околоцветника, плодов и некоторых других показателей. Во-вторых, при вегетационных опытах, когда путем выращивания растений в культуре пытаются оценить характер наследования признаков, следует иметь в виду значительное изменение фенотипа и то, что трансформация охватывает большинство органов — вегетативных и генеративных.

И, наконец, проведенные наблюдения показывают некоторые специфические черты морфологии купальницы европейской, произрастающей на Среднем Урале. Оценка количественных признаков подтверждает мнение о том, что они соответствуют типичной *Trollius europaeus* L. Однако по размерам генеративных органов растения значительно отличаются от тех, которые были найдены К. Н. Игошиной (1968) на Полярном Урале. У полярной популяции длина лепестков и тычинок значительно больше, а длина чашелистиков и пыльников, наоборот, меньше. Среднеуральская купальница по своей биометрической характеристике гораздо ближе к ленинградской популяции, описанной Игошиной.

ЛИТЕРАТУРА

Аврорин Н. А. (1956). Переселение растений на Полярный Север. — Берг Р. Л. (1964). Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор. В сб.: Применение математических методов в биологии, Л. — Игошина К. Н. (1968). О видах рода *Trollius* на Полярном Урале. Бот. ж., 53, 6. — Зайцева З. Д. (1970). Морфологическая изменчивость купальницы европейской в природных условиях и в культуре. Тр. Инст. экол. раст. и животн., 75. — Келлер Б. А. (1948). Основы экологии растений. — Мамаев С. А. (1968). О закономерностях колебания амплитуды изменчивости признаков в популяциях высших растений. Журн. общ. биол., 29, 4. — Мамаев С. А. (1970). Закономерности внутривидовой изменчивости семейства *Pinaceae* на Урале. Автореф. докт. дисс. — Перфильев И. А. (1936). Флора северного края, 2. — Розанова М. А. (1946). Экспериментальные основы систематики растений. — Синская Е. Н. (1948). Динамика вида. — Сипливинский В. Н. (1972). Род *Trollius* на севере и востоке Азии. Новости систем. высш. раст., 9. — Сукачев В. Н. (1918). О *Caltha palustris* L. var. *stebutiana* в связи с вопросом об изменчивости ее и типичной формы. Изв. Росс. Акад. наук. Ж. Русск. бот. общ., 4. — Филипченко Ю. А. (1927). Изменчивость и методы ее изучения. — Филипченко Ю. А. (1934). Генетика мягких пшениц. — Шавров Л. А. (1958). Некоторые общие морфолого-анатомические черты изменчивости растений при переселении в Полярно-Альпийский ботанический сад. ДАН СССР, 122, 2. — Шавров Л. А. (1967). Морфологическая изменчивость растений, переселенных в Полярно-Альпийский ботанический сад. В сб.: Переселение растений на Полярный Север, II. — Яблоков А. В. (1965). Изменчивость млекопитающих. — Bonnier G. (1890). Cultures experimentales dans les hautes altitudes. Compt. rend. Acad. Sci., CCX. — Bonnier G. (1920). Nouvelles observations sur les cultures expérimentales à diverses altitudes et cultures par semis. Rev. gén. bot., XXXII. — Clausen J., D. D. Keck, W. M. Hiesey. (1940, 1948). Experimental studies on the nature of species, I—III. — Clements F. E., F. L. Long a. E. V. Martin. (1937—1938). Ecology, factor and function in adaptation. Carneg. Inst., 37. — De Candolle A. (1872). Tentative d'expériences sur la question de modification dans les espéces végétales. Arch. Sci. Geneve. — Krasan F. (1900). Ergebnisse meiner neusten Untersuchungen über die Polymorphie der Pflanzen. Bot. Jahrb. System. u. Pflanzengeogr., 28.

Институт экологии рстений
и животных УНЦ АН СССР,
г. Свердловск.

Получено 30 V 1972.

УДК 581.4 : 58 : 582.992 (47+57)

Т. В. Шулькина

МОРФОЛОГИЯ ПРОРОСТКОВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *CAMPANULA* L. ФЛОРЫ СССР

T. V. SHULKINA. MORPHOLOGY OF SEEDLINGS IN SOME REPRESENTATIVES OF THE GENUS *CAMPANULA* L. IN THE U. S. S. R. FLORA

Исследование показало, что форма семядолей у разных видов рода *Campanula* L. однотипная, но сильно колеблются их размеры. Почти у всех видов, включая однолетники, эпикотиль не развит, первые листья появляются непосредственно над семядолями. Подобное развитие отмечено также у других исследованных видов родов колокольчиковых: *Phyteuma*, *Symphyandra*, *Adenophora* и др. Исключение в роде *Campanula* составляют 3 вида: *C. lactiflora*, *C. hypopolia*, *C. lasiocarpa*. Их проростки имеют развитый эпикотиль. Все 3 вида принадлежат к отдаленным друг от друга систематическим группам. Поэтому такой тип развития не может быть истолкован как свойство какой-либо филетической ветви рода. По-видимому, этот признак можно считать повторением архаичного типа развития первичных колокольчиковых, что подтверждается наличием развитого эпикотиля у древних родов семейства: *Platycodon*, *Azorina* и др.

Предметом настоящего исследования явилось изучение морфологии проростков и растений первого года жизни различных видов *Campanula*. Целью работы было установление черт сходства и различия в морфологическом строении разных видов на ранних этапах морфогенеза. Подобные данные представляют интерес для филогенетической систематики (Васильченко, 1938), а также являются ценным материалом для выяснения путей эволюции жизненных форм.

Объектами исследований явились виды *Campanula* флоры СССР. Наряду с ними изучались некоторые виды, произрастающие за пределами СССР, а также другие роды *Campanulaceae*.

Род *Campanula* включает весьма разнообразный набор биоморфологических типов: безрозеточные и розеточные растения с симподиальным и моноподиальным возобновлением. Подземные органы в этом роде также весьма многообразны; в состав его входят стержневые и кистекорневые растения, различные формы корневищных растений и др.

В программу работы было включено изучение сроков и энергии прорастания семян, их всхожести, формы и размеров семядолей, опушения, строения гипокотиля и эпикотиля, времени появления первых листьев, их расположения и формы. Семена высевались в начале марта 1971 и 1973 г. и в начале апреля 1972 г. Наблюдения проводились регулярно через каждые 5 дней. Общая длина проростка, включая гипокотиль и корень, измерялась при развитых семядолях, но до появления настоящих листьев. В отдельных случаях приведены данные о подземных органах.

В основу работы была положена система рода, разработанная Ан. А. Федоровым (1957). Система предусматривает деление рода на 2 секции, внутри которых выделены подсекции. В работе исследовались представители обеих секций и почти всех подсекций рода. Исключение составляют подсекции № 4 и № 17 1-й секции и подсекция № 3 2-й секции.

Секция 1. *Campanula*

Подсекция 1. *Quinqueloculares* Boiss.

Тип подсекции *C. medium* L. — колокольчик средний (рис. 1).

Первые всходы появляются на 20-й день и затем в течение месяца. Всхожесть семян около 95%. Общая длина проростка достигает 40 мм. Гипокотиль 16—20 мм длины, бледно-зеленый. Семядоли до 5 мм длины и 2—3 мм ширины, яйцевидные, голые, с мучнистым налетом. Первый лист появляется через 2 недели после появления всходов. Эпикотиль не развит, листья сближены и расположены непосредственно над семядолями. Первые листья имеют длинноресничатое опушение по краям. Пластинки яйцевидные, а начиная с шестого листа они приобретают яйцевидно-ланцетную форму, свойственную листьям взрослого растения. Осенью первого года жизни растение имеет розетку, состоящую из 40—50 листьев (в редких случаях число их доходит до 100), в центре розетки — открытая почка, включающая 10—15 листовых зачатков. Корневая система мочковатая, главный корень сохраняется.

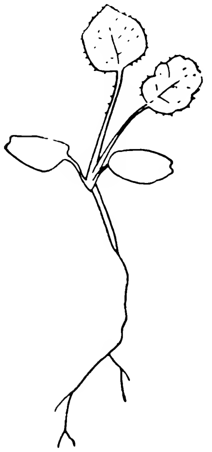


Рис. 1. Проросток *Campanula medium* L.

Подсекция 2. *Spinulosae* (Fomin) Fed.

Тип подсекции *C. mirabilis* Albov — к. удивительный.

Всходы появляются на 15-й день и затем в течение полутора месяцев. Всхожесть семян около 50%. Общая длина проростка около 40—50 мм, длина гипокотиля 10—15 мм. Семядоли темно-зеленые, яйцевидные, до 4—5 мм длины и 3 мм ширины. Первый лист появляется через месяц после появления всходов. Эпикотиль не развит и листья собраны в розетку. Листья плотные, кожистые, темно-зеленые, с отчетливой главной жилкой, по краю городчато-зубчатые. Пластинка листа с прозрачными шипиковидными ресничками, более крупными и особенно многочисленными по краям пластинки листа. У первых листьев черешок широкий, у последующих он становится крылатым. Осенью первого года жизни розетка состоит из 5—15 (иногда 30) листьев. Стержневой проволокообразный корень достигает 40 см длины и более.

Подсекция 3. *Triloculares* Boiss.

Тип подсекции *C. sibirica* L. — к. сибирский.

Всходы появляются на 12-й день. Всхожесть семян около 60%. Общая длина проростка 15 см. Семядоли имеют длину около 5 мм, эллиптические, на коротком черешке. Первый лист появляется через 3 недели после появления всходов; он круглый, край его городчатый. Второй и третий листья уже близки по форме к взрослым. Развитие проходит медленно; к осени растение имеет розетку из 10—15 листьев и разветвленную систему главного корня.

Подсекция 5. *Tulipella* Fed.

C. punctata Lam. — к. точечный.

Всходы появляются через 20—25 дней. Прорастание дружное, но появление отдельных всходов наблюдается в течение месяца. Всхожесть семян 40%.

Общая длина проростка 15 см. Семядоли яйцевидные, с небольшой выемкой у верхушки, на коротких черешках, темно-зеленые. Первый лист появляется через 5—10 дней после появления всходов, по форме он близок к листу взрослого растения, однако пластинка его слабогородчатая и менее опушенная; черешок красноватый. Дальнейшее развитие происходит быстро. Первые 3 листа появляются в течение 3 недель. Эпикотиль не развит, листья сближены над семядолями. Осенью растение имеет розетку, состоящую из 3—15 листьев, развитую систему главного корня, а также значительное число стеблевых и гипокотильных корней.

Подсекция 6. *Dasystigma* Fed.

C. alpina Jacq. — к. альпийский.

Всходы появляются через 30—40 дней и затем в течение 20 дней. Всхожесть семян 30—40%.

Общая длина проростка 20 мм, гипокотиль имеет длину 10 мм, зеленый. Семядоли 4 мм длины, яйцевидные. Первый лист появляется через 2.5—3 недели. Эпикотиль не развит, листья расположены непосредственно над семядолями. Осенью растения имеют укороченный розеточный побег с 7—10 листьями и мало разветвленную систему главного корня.

Подсекция 7. *Annuae* (Boiss.) Fed.

C. erinus L. — к. однолетний.

Всходы появляются через 7 дней. Прорастание дружное. Всхожесть семян 80%.

Общая длина проростка 30—40 мм; гипокотиль 10—15 мм длины, бледно-зеленый. Семядоли яйцевидные, бледно-зеленые, с короткими черешками.

Первый лист появляется сразу после семядолей, непосредственно над ними. Затем развитие идет быстро и через месяц главный побег имеет до 10 листьев. Эпикотиль отсутствует, последующие листья часто сближены. Гипокотиль бледно-зеленый, также утолщенный. В пазухах всех листьев начинают развиваться боковые побеги; вначале они укороченные, затем удлиняются и зацветают.

Подсекция 8. *Eucodon* (A. DC.) Fed.

C. latifolia L. — к. широколистный (рис. 2).

Всходы появляются через 11 дней. Прорастание дружное; всхожесть семян около 80%.

Общая длина проростка около 40 мм, гипокотиль короткий (5—10 мм), бледно-зеленый. Семядоли голые, широкоовальные, крупные; длина их до 7—10 мм, ширина около 5 мм. Эпикотиль укороченный, первые листья появляются непосредственно над семядолями через 5 дней после всходов. Пластинка первых листьев сходна с пластинкой взрослых растений, но основание ее не сердцевидное, а слегка выемчатое. К осени растения имеют розетки из 10—15 листьев.

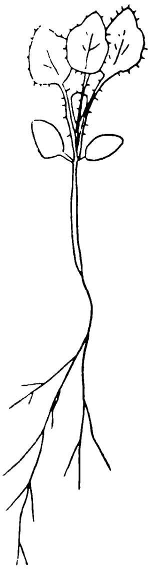


Рис. 2. Проросток *Campanula latifolia* L.

Подсекция 9. *Involucratae* (Fomin) Fed.

C. glomerata L. — к. головковый.

Всходы появляются на 20-й день. Прорастание растянутое, отдельные всходы наблюдаются через месяц. Всхожесть семян около 70%.

Общая длина проростка около 30 мм, гипокотиля 10 мм. Семядоли широкояйцевидные с выемчатой верхушкой; их ширина и длина 4 мм. Семядоли голые, с легким мучнистым налетом. Первый лист появляется через месяц после всходов. Пластинка его округлая, основание сердцевидное, по слегка городчатому краю имеется редкое реснитчатое опушение. Эпикотиль не развит и листья располагаются непосредственно над семядолями. К осени розетка состоит из 5—11 листьев. Очень редко наблюдается цветение растений в первый год жизни. В этом случае удлиненный генеративный побег развивается в конце июля.

Подсекция 11. *Cordifolia* (Fomin) Fed.

C. alliariifolia Willd. — чесночницелистный.

Всходы появляются через месяц. Прорастание растянутое. Всхожесть около 40—50%.

Общая длина проростка 30 мм, гипокотиля около 10 мм. Семядоли крупные, продолговатые, покрыты рассеянными короткими волосками. Длина семядолей 4—5 мм, ширина 2—3 мм. Первый лист появляется через месяц после всходов. Он имеет длинный черешок и округлую, сердцевидную у основания и городчатую по краю пластинку. Ко времени появления второго листа (на 50-й день после появления всходов) семядоли отмирают. Эпикотиль не развит, листья расположены непосредственно над семядолями. К осени растение имеет розетку из 5—10 листьев и в центре открытую почку возобновления будущего года.

Подсекция 12. *Latilimbus* Fed.

C. collina Bieb. — к. холмовой.

Всходы появляются на 15—20-й день. Прорастание дружное, в течение 10—15 дней. Всхожесть семян около 70—80%.

Общая длина проростка около 40 мм, длина гипокотиля 15 мм. Семядоли яйцевидные, с небольшой выемкой на верхушке, крупные, до 5 мм в длину и ширину, ярко-зеленые, на коротких черешках, голые.

Первый лист появляется на 5—7-й день после всходов, он округлопродолговатый, щетинисто-волосистый. Последующие листья более удлиненные, 4-й и 5-й лист уже подобен листу взрослого растения. Эпикотиль не развит, листья сближены. Гипокотиль несколько утолщается. Растение в возрасте двух месяцев имеет розетку из 5—7 листьев; но кроме главной розетки в пазухах семядолей и всех листьев образуются боковые. Боковые розетки имеют по 2—3 или даже по 5—6 листьев. К осени, кроме того, появляются боковые укороченные побеги, имеющие стадию плагиотропного корневища. Такие побеги возникают из гипокотильных почек, а также как пазушные.

Подсекция 13. *Trigonophyllon* Fed.

C. autraniana Albov — к. Отрана.

Всходы появляются на 30—40-й день. Прорастание растянутое, всхожесть семян около 60%.

Общая длина проростка 40 мм, длина гипокотиля 10 мм. Семядоли яйцевидные, на длинных черешках, голые. Первый лист появляется через 5—7 дней после всходов. Он имеет длинный черешок и яйцевидную, цельнокрайную пластинку без опушения. Второй лист с сердцевидным основанием, по краю дважды пильчато-зубчатый. Третий лист подобен листу взрослого растения. Эпикотиль не развит и листья располагаются непосредственно над семядолями. К осени укороченный побег состоит из 7—15 листьев.

Подсекция 14. *Symphyandriformes* (Fomin) Fed.

C. kemulariae Fom. — к. Кемулярии.

Всходы появляются через 20—30 дней. Прорастание дружное, но отдельные всходы появляются в течение месяца. Всхожесть семян 60—70%.

Общая длина проростка около 20 мм, гипокотиль имеет длину 5—10 мм, утолщенный. Семядоли мелкие, округлые, 2×2 мм, светло-зеленые. Эпикотиль не развит и листья тесно сближены. Первый лист появляется через месяц после всходов. Пластинка листа яйцевидная, с 3 или 5 зубцами на верхушке, основание округлое. Край и пластинка листа реснитчато опушенные. Черешок короткий.

Подсекция 16. *Scapiflorae* (Boiss.) Fed.

C. tridentata Schreb. — к. трехзубый.

Всходы появляются через 10—20 дней. Прорастание растянутое. Всхожесть семян низкая, по нашим данным — около 5%.

Общая длина проростка 35—40 мм. Размер светло-зеленого гипокотиля колеблется в зависимости от условий освещения от 10 до 20 мм. Семядоли эллиптические, 4—5 мм длины и 3 мм ширины, с небольшой выемкой на верхушке, темно-зеленые, голые.

Первые листья появляются через 7—10 дней после всходов. По форме они подобны листьям взрослых растений, но несколько короче. Черешки листьев довольно длинные и широкие, пластинка на верхушке с 3 зубчиками, темно-зеленая, голая. Эпикотиль не развит, и листья располагаются непосредственно над семядолями. Стержневой корень уже в первый месяц несколько утолщается. В течение первого года жизни розетка нарастает моноподиально и имеет к осени 7—15 листьев, а в центре — открытую почку возобновления.

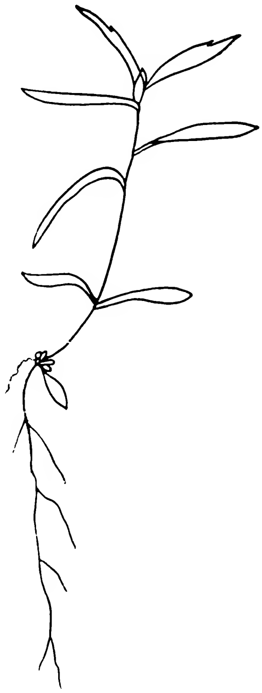


Рис. 3. Проросток *Campanula hypopolia* Trautv.

Подсекция 18. *Hypopolion* Fed.

C. hypopolia Trautv. — к. снизуседой (рис. 3).

Всходы появляются на 12—15-й день. Прорастание довольно дружное. Всхожесть около 60%.

Общая длина проростка 30—40 мм. Гипокотиль длиной 10—15 мм, бледно-зеленый. Семядоли эллиптические, с заостренной верхушкой, 3—4 мм длины и 2 мм ширины, светло-зеленые. Первые листья появляются через 7—8 дней после всходов и располагаются почти супротивно, следующие расположены по спирали. Эпикотиль имеется, длина его около 10—15 мм. Первое время побег интенсивно растет в высоту. После того как на побеге разовьется 4—5 (9) листьев, его рост в длину прекращается. Следующие листья сближены. Пластинки первых 4—5 листьев линейные цельнокрайные и слабоопушенные. Зубчатость края, характерная для листьев взрослых растений, появляется только у листьев с укороченными междоузлиями; им же свойственно и серо-войлочное опушение нижней части листа. В пазухах семядолей и нижних листьев развиваются боковые побеги, у которых первые 4—5 междоузлий удлиненные, а последующие также укороченные. Главный и боковые побеги к осени полегают. Листья на них остаются зелеными до поздней осени, в центре розеток имеется открытая почка возобновления.

Подсекция 19. ***Heterophylla*** (Nym.) Fed.

C. rotundifolia L. — к. круглолистный.

Всходы появляются через 15—25 дней. Появление последующих всходов длится около 20 дней. Всхожесть семян около 60%.

Общая длина проростков около 20 мм длины. Гипокотиль 5—6 мм длины, бледно-зеленый. Семядоли мелкие, 1.5 мм длины и ширины, яйцевидные, голые, с довольно длинными черешками. Первый лист появляется на 5—10-й день после всходов. Пластинка листа округлая, черешок тонкий и длинный. Эпикотиль не развит, первые листья расположены непосредственно над семядолями. Растение в возрасте 2 месяцев имеет центральную розетку из 7—9 листьев и 3—4 боковые розетки в пазухах нижних листьев. Кроме того, из гипокотильных и корневых почек возникают плагиотропные корневища, дающие начало новым побегам.

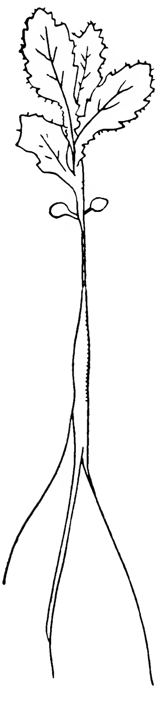


Рис. 4. Проросток *Campanula lactiflora* Bieb.

Секция 2. ***Rapunculus*** (Fourr.) Boiss.

Подсекция 1. ***Campanulastrum*** (Small.) Fed.

C. lactiflora Bieb. — к. молочноцветковый (рис. 4).

Всходы появляются на 10—15-й день. Длительность появления всходов 15—20 дней. Всхожесть семян около 60—70%.

Длина проростка около 30 мм. Гипокотиль около 10 мм длины, светло-зеленый. Семядоли яйцевидные, мелкие — 2—3 мм длины и 1.5—2 мм ширины, со слегка мучнистой поверхностью. Первый лист появляется через 10—15 дней после всходов, второй еще через 5—6 дней. Эпикотиль имеется, его длина около 10—15 мм. Первые листья округло-яйцевидные, зубчатые. Последующие листья (начиная с 4-го) такой же формы, как у взрослого растения. Побег не имеет стадии розетки, а сразу развивается как удлиненный. Стержневой корень утолщенный. Растение обычно зацветает в первый год жизни, во второй половине мая.

К этой же подсекции относится *C. persicifolia* L. — к. персиколистный. Всходы его появляются на 20-й день. Длительность периода прорастания 20—30 дней. Всхожесть около 80%.

Общая длина проростка 20—25 мм, гипокотиль короткий — до 5 мм. Семядоли яйцевидные, около 3 мм длины и 2 мм ширины, голые, с чуть заметной выемкой на верхушке, короткочерешковые. Первый лист появляется через 10 дней после всходов. Он имеет округло-яйцевидную пластинку с легким мучнистым налетом, городчатую по краю, и короткий широкий черешок. Последующие листья продолговато-яйцевидные. Эпикотиль не развит, листья расположены непосредственно над семядолями. Осенью растение имеет розетку с 10—15 листьями; самые крупные из них достигают 6—9 см длины. В центре розетки имеется открытая почка возобновления.

Подсекция 2. *Rotula* Fed.

C. carpatica Jacq. — к. карпатский (рис. 5).

Всходы появляются через 10—15 дней. Прорастание дружное, основная масса всходов появляется в течение 5 дней, а общая длительность прорастания 15 дней. Всхожесть семян 80—95%.

Общая длина проростка 20—25 мм, длина гипокотиля 8—10 мм. Семядоли на длинных черешках, округло-яйцевидные, до 3 мм длины, с небольшой выемкой на верхушке, голые, с легким мучнистым налетом. Первый лист появляется через 8—15 дней после всходов. Пластинка его округлая, по краю городчато-зубчатая, черешок до 15 мм длины. Эпикотиль не развит, листья располагаются непосредственно над семядолями. В пазухах первых двух листьев появляются зачатки боковых побегов, которые сначала растут как укороченные, но во второй половине лета могут удлиняться и зацветать.

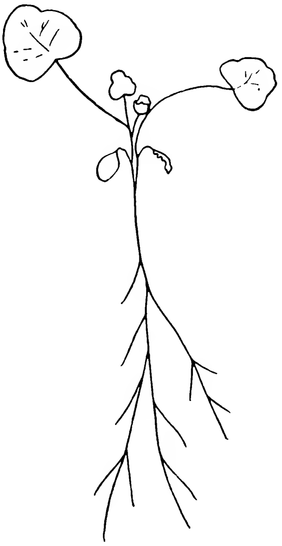


Рис. 5. Проросток *Campanula carpatica* Jacq.

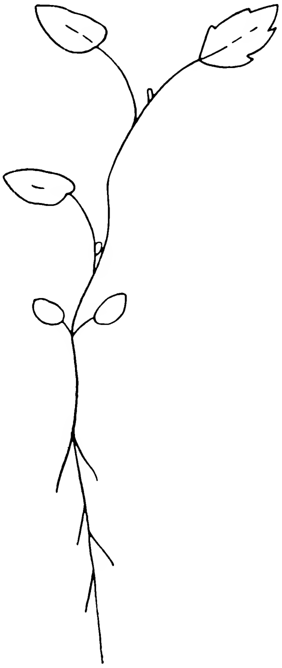


Рис. 6. Проросток *Campanula lasiocarpa* Cham.

Подсекция 4. *Odontocalyx* Fedtsch.

C. lasiocarpa Cham. — к. шершавоплодный (рис. 6).

Всходы появляются через 20—30 дней. Прорастание длится около месяца. Всхожесть семян около 60—70%.

Общая длина проростка 30 мм, длина гипокотиля около 10—15 мм. Семядоли округло-яйцевидные, длина и ширина их около 3.5 мм; они имеют довольно длинные черешки. Первый лист появляется через 2 недели после всходов. Длина эпикотиля около 10 мм. Пластинка первого и второго листа заостренно яйцевидная, цельнокрайняя, черешок длинный. Побег интенсивно растет в высоту и через месяц достигает 10—15 см, а число листьев — 3—4. Третий и последующие листья крупнозубчатые. В дальнейшем у некоторых растений рост в высоту замедляется и прекращается, длина междоузлий резко сокращается, новые листья располагаются сближенно. В пазухах нижних листьев возникают боковые укороченные побеги. Растение полегает. Во второй половине лета некоторые розеточные побеги вытягиваются и зацветают. Отдельные растения не прекращают роста, длина их междоузлий не сокращается, боковые побеги у них почти не образуются или они слабые, с небольшим числом листьев. У этих растений в середине лета формируется верхушечный цветок, затем зацветают боковые побеги. Многие растения по существу являются однолетниками и отмирают после цветения, у других нецветущие розетки остаются зимовать.

Подводя итог изложенному, можно сформулировать следующие положения. Все исследованные виды характеризуются надземным прорастанием. Всходы появляются через 10—20 дней после посева. Длительность периода прорастания 15—20 дней. Всхожесть семян колеблется от низкой (5% у *C. tridentata*) до чрезвычайно высокой (95% у *C. medium*), в среднем равна 50—70%.

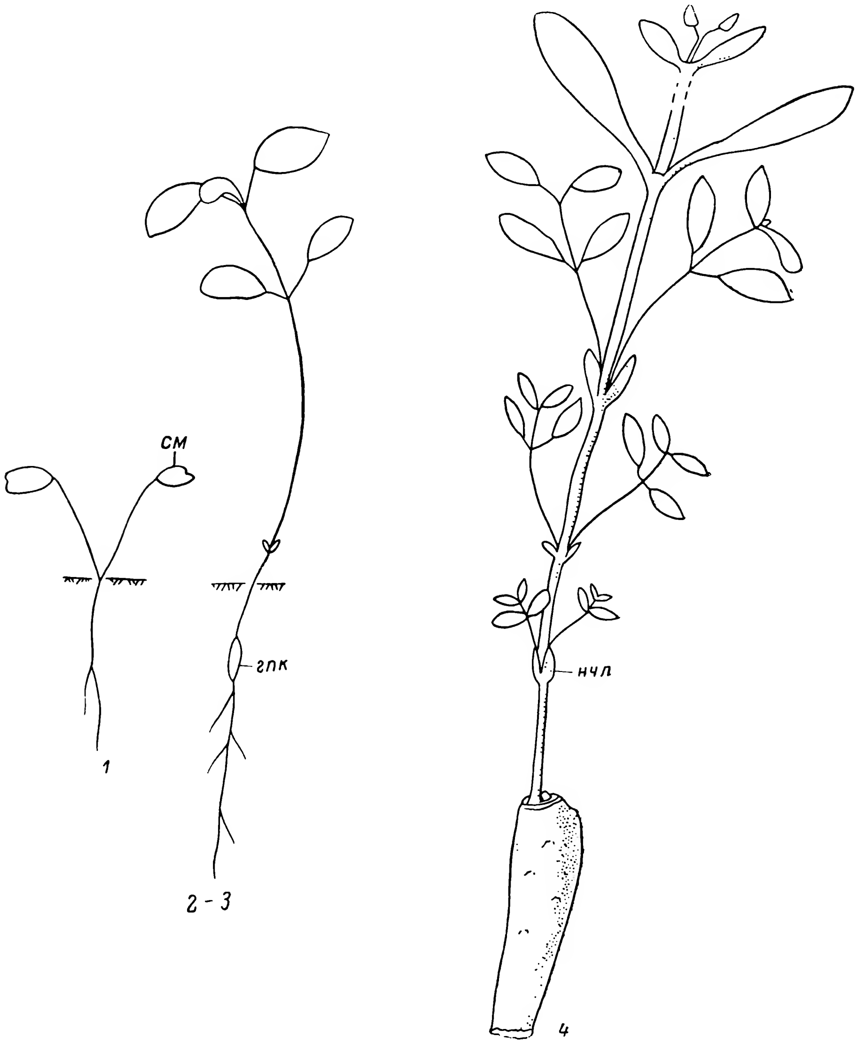


Рис. 7. *Ostrowskia magnifica* Regel в 1, 2—3 и 4-й годы жизни.

см — семядоли; *гпк* — гипокотиль с частью стержневого корня; *нчл* — низовые чешуевидные листья.

Форма семядолей у исследованных видов рода однотипная; они эллипсовидные, иногда с легкой выемкой на верхушке, не опушенные. Имеющиеся в литературе данные (Полетико, 1952; Csapody, 1968) показывают, что эта форма семядолей характерна и для европейских видов колокольчиков. Размеры семядолей колеблются довольно сильно: самые мелкие — у *C. lactiflora* и *C. cochlaerifolia* (европейский вид), самые крупные —

у *C. medium*. Первые листья появляются сравнительно быстро — через 7—15 дней после всходов. В некоторых случаях форма первых листьев отличается от таковой у взрослых растений. Чаще всего первые листья у видов *Campanula* более округлые и цельнокрайные в отличие от последующих.

Почти у всех видов рода *Campanula*, включая однолетники, эпикотиль не развит, листья появляются непосредственно над семядолями. Исследования показали, что подобное развитие наблюдается также у некоторых видов, относящихся к другим родам этого семейства. Среди них можно назвать *Adenophora liliifolia* (L.) Ledeb., *A. pereskiifolia* Brot., *Phyteuma spicatum* L., *Symphyandra pendula* (Bieb.) A. DC. и многие другие. Однако в роде *Campanula* имеются исключения из этого правила. Так, среди исследованных видов у трех — *C. lactiflora*, *C. hypopolia* и *C. lasiocarpa* — имеется развитый эпикотиль и в начале побег интенсивно растет в высоту.

У *C. hypopolia* и *C. lasiocarpa* быстрый рост вскоре прекращается и длина междоузлий резко сокращается, а у *C. lactiflora* к концу лета развивается удлиненный почти не ветвящийся побег. Все 3 вида принадлежат к отдаленным друг от друга систематическим группам, а *C. hypopolia* и *C. lasiocarpa* выделены в особые монотипные подсекции. Поэтому такой тип развития не может быть истолкован как свойство какой-либо филетической ветви рода; скорее это признак, возникший независимо в различных филетических линиях.

Подобное же развитие в сем. *Campanulaceae* наблюдается у *Azorina vidalii* (Wats.) Feer, у видов *Codonopis* (исследовано 4 вида), у *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC. и *Peracarpa carnosa* (Wall.) Hook. f. et Thoms. Все эти виды имеют развитый эпикотиль. Характер естественного распространения этих родов и строение репродуктивных органов позволяют считать их сравнительно древними в семействе. Интересно отметить, что древний реликт сем. *Ostrowskia magnifica* Regel также не имеет в своем развитии стадии розетки. *Ostrowskia* в первый год жизни развивает только семядоли, а лишь на второй год формируется удлиненный побег с супротивными листьями (рис. 7).

Исходя из этого, можно допустить, что уже первичные *Campanula* не имели развитого эпикотиля, и на ранних этапах онтогенеза у них развивался укороченный побег. У *C. lactiflora*, а на ранних фазах онтогенеза и у *C. hypopolia* и *C. lasiocarpa*, видимо, повторяется архаичный тип развития, свойственный древним колокольчиковым.

Особенно резко отличается от всех исследованных видов рода *C. lactiflora*. Известно (Gadella, 1964), что по хромосомному набору этот вид стоит особняком в системе рода. Строение его цветка по некоторым признакам близко к цветку *Azorina vidalii*. Вероятно, совокупность всех отличительных признаков позволит выделить *C. lactiflora* в особую монотипную подсекцию.

ЛИТЕРАТУРА

Васильченко И. Т. (1938). О значении морфологии прорастания для филогенетической систематики цветковых растений. Сов. бот., 3. — Полетико О. М. (1952). Два кавказских вида колокольчика в природе и в культуре. Тр. БИН АН СССР, сер. VI, 2. — Федоров Ан. А. (1957). *Campanulaceae*. Флора СССР, XXIV. — Csapody V. (1968). Keimlings bestimmungs Buch der Dikotyledonen. Budapest. — Gadella. (1964). Cytotaxonomic studies in the genus *Campanula*. Wentia, 11.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 2 IV 1973.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 082.2 : 581.5.5 : 54 : 58

Phytochemical Ecology. Proceedings of the Phytochemical society Symposium Royal Holloway college — Englefield Green, Surrey, April 1971. Ed. by J. B. Harborne. London a. New York. Academic Press, 1972, 272 p. (**Фитохимическая экология.** Труды Симпозиума фитохимического общества, 1972)

I. S. KOZHINA. (A REVIEW)

Вторичные метаболиты растений — алкалоиды, цианогенные гликозиды, флавоноиды, терпеноиды и другие — привлекают внимание различных ученых, и прежде всего химиков, изучающих природные соединения. Исследуются свойства этих соединений, устанавливается их структура, определяются пути биосинтеза, изучается распространение в природе. Однако не менее интересен, но гораздо слабее изучен вопрос, касающийся роли вторичных метаболитов в живом организме. Эти соединения — не просто «отбросы», ненужные вещества, как считали раньше; они играют важную роль в экологии растений и животных. Этим вопросам был посвящен Симпозиум Фитохимического общества, состоявшийся в Лондоне в апреле 1971 г.

Рецензируемая книга, редактором которой является известный ученый Ю. Харборн, содержит изложение докладов, прочитанных на симпозиуме.

В настоящее время обращают все больше внимания на взаимоотношения растений и насекомых и на роль птиц. Особое значение придают способности некоторых насекомых, например бабочек, имеющих предостерегающую окраску, накапливать и выделять токсины растительного происхождения (например, сердечные гликозиды, алкалоиды и др.). Обсуждению результатов последних экспериментов в этой области был посвящен доклад Ротшильда (M. Rothschild) «Некоторые аспекты связи между растениями, токсичными насекомыми и птицами».

В двух следующих докладах речь шла о связи между поедаемостью растений насекомыми и присутствием в этих растениях аттрактантов (привлекающих веществ) или репеллентов (отталкивающих веществ). Так, в докладе Черрета (J. M. Cherret) приводятся данные о химическом составе растений, на которых нападают муравьи, питающиеся их листьями. Показано, что муравьев привлекают углеводы, аминокислоты, фенольные (и некоторые другие) гликозиды. Замечено, что старые листья растений поедаются муравьями реже, чем молодые; это связано, по-видимому, с накоплением в них (по мере старения) репеллентов.

Ван Емден (H. F. van Emden) поставил вопрос о химической характеристике растений, которые поедаются тлями. Связь между различными видами тлей и видами растений очевидна; она отражается даже в самих названиях тлей (тли ивовая, пихтовая, гороховая и т. д.). Автор приводит результаты наблюдений за двумя видами, которые образуют колонии на растениях сем. *Cruciferae.*

Важный и вместе с тем очень сложный вопрос — специфические взаимодействия между растениями и высшими животными — обсуждается в статье, автором которой является Бейт-Смит (E. C. Bate-Smith). Животные поедают растения; при этом часто аромат и вкус являются определяющими в выборе ими того или иного растения в качестве пищи. Но такие свойства растений, как запах и вкус, связаны с их химическим составом. Изучение химического состава растений позволит дать ответ, почему одни растения используются человеком и животными в качестве пищи, а другие не поедаются.

Химии аромата и вкуса посвящена статья Рохана (T. A. Rohan). В ней содержатся сведения об анатомических и физиологических основах запаха и вкуса. Автор говорит о попытках классификации аромата, а также о возможности применения инструментальной техники для определения аромата. По его мнению, успешное развитие химии аромата и вкуса возможно только в результате совместных усилий химиков, изучающих природные соединения, химиков-органиков, занимающихся их синтезом, а также специалистов-дегустаторов и физиологов.

Арнольд и Хилл (C. W. Arnold и J. Z. Hill) рассмотрели вопрос о связи между химическим составом кормовых растений и их поедаемостью жвачными животными. Для решения этого вопроса авторы предложили метод изучения ответных реакций животных на растворы большого количества индивидуальных веществ (углеводов, органических кислот, кумаринов, изофлавонов, алкалоидов и др.). Приводятся результаты такого рода работ, проводимых рядом исследователей.

Одной из основных причин, в силу которых некоторые растения не поедаются животными, является присутствие в них токсинов.

Экологические и биохимические аспекты растительных токсинов представлены в следующих пяти статьях.

Джонс (D. A. Jones) посвятил свой доклад цианогенным гликозидам, которые довольно широко распространены у семенных растений; они найдены также у некоторых видов папоротников, в низших грибах и бактериях. Способность ряда видов растений синтезировать цианогенные гликозиды известна очень давно. В пределах одного и того же рода одни виды содержат эти соединения, другие их не содержат (например, виды *Lotus* и *Trifolium*).

Автор рассматривает генетические и экологические аспекты цианогенеза. На примере *L. corniculatus* им прослежена связь между содержанием в растениях цианогенных гликозидов и энзима — β-глюкозидазы, с одной стороны, и фенотипом растений, с другой.

По данным автора, распределение цианогенных форм *Trifolium repens* L. в Европе и на Ближнем Востоке, а также частота их встречаемости связаны со средней температурой в январе.

В статье рассматриваются также вопросы, касающиеся биосинтеза цианогенных гликозидов. Исходными веществами для их синтеза являются некоторые аминокислоты (такие как валин, L-изолейцин, L-тирозин, L-фенилаланин и др.).

В заключение автор обсуждает роль цианогенных гликозидов в жизнедеятельности растений и возможные функции этих соединений.

Статья Мосса (M. O. Moss) посвящена афлатоксинам и мукотоксинам, которые вырабатываются грибами. Многие из их метаболитов имеют высокую биологическую активность и прежде всего антибиотическую активность (пенициллин, гризеофульвин и др.); в ряде стран налажено производство антибиотиков в промышленных масштабах. Однако некоторые из этих веществ являются высоко токсичными для домашних животных и человека.

В статье приводятся химические формулы целого ряда афлатоксинов и мукотоксинов; даны списки, а также рисунки некоторых грибов — источников их выделения. Сообщаются данные, касающиеся токсичности первых описанных в литературе афлатоксинов, выделенных из *Aspergillus flavus*. Кроме того, приводятся схемы возможного биосинтеза афлатоксинов.

В статье Шрифта (A. Shrift) содержатся данные о распространении селеносодержащих органических соединений в растениях.

Автор приводит сведения о токсичности для животных селеносодержащих растений, а также о токсичности многих природных соединений, в молекуле которых имеются атомы селена, для различных организмов.

Имеются доказательства, что энзимы многих организмов используют селен так же, как серу. В результате происходит включение селена в молекулу белка; атом селена замещает атом серы в молекуле метионина и, возможно, цистеина. При этом, как это показано в случае синтетического селенокситоцина, а также селено-β-галактозидазы, выделенной из *Escherichia coli*, происходит изменение стабильности и конфигурации данных соединений.

У окситоцина, в котором часть молекул цистеина замещена молекулами селеноцистеина, происходит изменение гормональной активности. С другой стороны, активность селено-β-галактозидазы, у которой от 50 до 75% метионина замещено селенометионином, почти не меняется.

Статья Белла (E. A. Bell) посвящена токсичным аминокислотам растений сем. *Leguminosae*. Речь идет о «необычных» аминокислотах (в настоящее время их насчитывается около 60). Некоторые из них являются аналогами обычных аминокислот, широко распространенных в организмах, и поэтому такие соединения, будучи введены в организм, могут действовать как антиметаболиты.

В статье даны формулы некоторых токсичных аминокислот, описывается характер действия их на организмы. Приводятся данные о наличии или отсутствии этих соединений у различных видов *Lathyrus* и других видов сем. *Leguminosae*.

Статья Меттокса (A. R. Mattocks) «Токсичность и метаболизм алкалоидов *Senecio*» содержит данные о строении пирролизидиновых алкалоидов (которые встречаются также у представителей других семейств). Приводятся сведения о токсичности пирролизидиновых алкалоидов и о путях их метаболизма. Обсуждаются экспериментальные данные, которые показывают, что токсичностью обладают не сами алкалоиды, а продукты их метаболизма.

Последние три доклада посвящены вопросам взаимодействия между растениями (химические аспекты).

Так, в статье Мюллера и Шоу (C. H. Müller и C. H. Chou) содержатся данные о некоторых фитотоксинах — веществах, синтезируемых одними растениями и подавляющих рост других растений. Речь идет о терпенах (цинеол, камфора), фенольных соединениях (гликозидах и фенолокислотах) и ряде других соединений.

Статья Девералла (B. J. Deverall) «Фитоалексины» посвящена веществам, которые вырабатываются растениями и повышают их сопротивляемость к некоторым заболеваниям. Фитоалексины — это антимикробные метаболиты, с помощью которых высшие растения противостоят атакам патогенных микроорганизмов. Приводятся химические формулы и свойства некоторых соединений (орцина, пизатина, фазеолина, медикарина, ризитина и др.). Автор предлагает рабочую гипотезу механизма защиты растений от некоторых заболеваний; этот механизм включается после инфицирования растений.

Работа Эдвардса (W. G. H. Edwards) посвящена химическим аспектам паразитизма растений. Давно известно, что многие высшие растения (например, виды *Orobanche*) являются паразитами других высших растений. Некоторые вещества, вырабатываемые растениями-хозяевами, влияют на процессы прорастания семян растений-паразитов. Очень интересной и важной проблемой является установление химической природы этих веществ, прежде всего веществ, стимулирующих начало прорастания семян растений-паразитов. Такие вещества содержатся в эксудатах корней многих растений. Однако об их структуре в настоящее время известно очень мало. Эти соединения входят в состав очень сложных смесей природных соединений; они присутствуют, по-видимому, в незначительных количествах, и, кроме того, очень нестойки (инактивируются в водных и в водно-спиртовых растворах, чувствительны к температуре и pH среды и т. д.). Все это, естественно, затрудняет их изучение. Широкое применение хроматографических методов разделения и очистки выделяемых природных соединений, а также использование физических методов исследования позволили сделать предположение, что некоторые из этих соединений относятся к классу гиббереллинов (хотя сама гиббереллиновая кислота не стимулирует прорастание семян растений-паразитов). Возможно, что такие соединения можно найти и среди кумаринов или их производных, так как in vitro 4-оксикумарин и 6-метокси-7-оксикумарин (скополетин) обладают подобной активностью.

В настоящее время еще очень мало известно о структуре веществ, стимулирующих прорастание семян растений-паразитов, однако подходы к выделению этих веществ в чистом виде и к изучению их строения достаточно ясны.

Из сказанного выше видно, что рецензируемая книга содержит очень интересный материал. Она может быть полезна как для широкого круга научных работников, так и для студентов вузов.

И. С. Кожина.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 12 VI 1973.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 93/99 : 910.4 : 58 (571.1,.5)

А. М. Черников и О. А. Пидотти

ПУТЕШЕСТВИЕ БОТАНИКА И. И. РЕДОВСКОГО В 1806—1807 гг. В ЯКУТИЮ И К ОХОТСКОМУ МОРЮ[1]

(К 200-летию со дня рождения)

A. M. CHERNICOV AND O. A. PIDOTTI. THE JOURNEY OF THE BOTANIST I. I. REDOVSKY INTO YAKUTIA AND TO THE SEA OF OKHOTSK IN 1806—1807. (TOWARDS THE 200TH ANNIVERSARY OF BIRTH)

С первых шагов своей деятельности Петербургская академия наук обратила особое внимание на организацию экспедиций, главным образом в наиболее отдаленные районы России.

Уже через три года после ее организации (1724) Академия наук отправила в 1727 г. свою первую экспедицию под руководством профессора Л. Делиль де ла Кройера на Кольский полуостров и в Архангельскую губернию. Целое десятилетие (1733—1743) продолжалась Великая северная экспедиция под начальством В. Беринга, все научное руководство которой обеспечивалось Петербургской академией наук. Участники этой экспедиции И. Г. Гмелин и Г. В. Стеллер привезли обширные гербарии, которые поступили в академическую Кунсткамеру. Позднее такие деятели Академии наук, как И. И. Георги, С. Г. Гмелин, И. И. Лепехин, И. А. Гильденштедт, П. С. Паллас, И. П. Фальк, приняли руководящее участие в ряде последующих экспедиций, особенно периода 1768—1774 гг. Всего с 1727 г. по конец XVIII века Академия наук провела 35 экспедиций, внесших существенный вклад в познание страны, в изучение ее растительного и животного мира, в развитие науки в России.

Одной из первых академических экспедиций XIX в. явилось путешествие адъюнкта Академии И. И. Редовского в Якутию и к Охотскому морю (1806—1807).

В 1805 г. из Петербурга в Китай было отправлено русское посольство во главе с графом Ю. А. Головкиным. Целью посольства было установление регулярных дипломатических и торговых отношений между двумя странами, а также разрешение ряда вопросов, связанных с плаванием по р. Амуру.

В состав посольства от Петербургской академии наук было включено несколько ученых для ведения естественноисторических (ботанических и зоологических), географических и этнографических наблюдений. В их число вошел и адъюнкт Академии, куратор ботанического сада графа А. К. Разумовского в Горенках — Иван Иванович Редовский (1774—1807), 200-летие со дня рождения которого исполнилось 1 января 1974 г. Вместе с посольством он доехал до Урги (ныне Улан-Батор) в Монголии. Дальше ехать непосредственно в Китай не пришлось. Головкин решительно отказался выполнить унизительную средневековую китайскую церемонию «коу-тоу» (девятикратный земной поклон перед атрибутами, символизировавшими личность маньчжурского императора), как это делали послы вассальных государств. Посольство и прикомандированные к нему ученые вынуждены были возвратиться обратно в Россию.

И. И. Редовский доехал с посольством до Иркутска и здесь составил план своего дальнейшего самостоятельного путешествия. Своей целью он поставил естественноисторическое (преимущественно ботаническое) исследование районов Якутии и Северо-Восточной Сибири, которые до тех пор никем не были изучены.

В письме к конференц-секретарю Академии Н. И. Фусу от 18 апреля 1806 г. Редовский представил разработанный им план путешествия, прося о его утверждении и финансировании. Вскоре на имя Головкина пришло уведомление, в котором Редовскому от Академии предписывалось совершить путешествие в Якутию и дальше на северовосток, к побережью Охотского моря, на Камчатку, Командорские, Алеутские, Курильские, Шантарские острова и на Сахалин. Срок путешествия предусматривался до трех лет. На ученого возлагалось проведение большого комплекса ботанических, зоологических и географических наблюдений. Академики Н. Я. Озерецковский (географ и зоолог), А. Ф. Севастьянов (зоолог), Т. А. Смеловский (ботаник) составили для Редовского подробно разработанные «наставления», каждый применительно к своей специальности.

---

[1] Публикация статьи приурочена к 250-летию Академии наук СССР.

В помощь Редовскому Головкиным был назначен опытный иркутский землемер И. И. Кожевин, хорошо знавший якутский и тунгусский языки. Остальные участники путешествия были подобраны из казаков, к которым должны были по дороге присоединиться еще несколько человек из местного населения. Всего в состав отряда первоначально вошло 12 человек.

20 мая 1806 г. Редовский выехал из Иркутска, держа свой путь на Якутск, откуда намеревался дальше следовать по маршруту, утвержденному Академией наук (см. рисунок).

К августу 1806 г. он достиг побережья Охотского моря у Алдомской пристани и отсюда двинулся на север, к Гижигинску, куда прибыл 27 января 1807 г. Здесь он вынужден был сделать остановку, чтобы подготовиться к дальнейшему пути. Но это намерение ему не суждено было выполнить. 8 февраля 1807 г. в Гижигинске И. И. Редовский скоропостижно скончался (по одной из версий, причиной смерти было отравление).

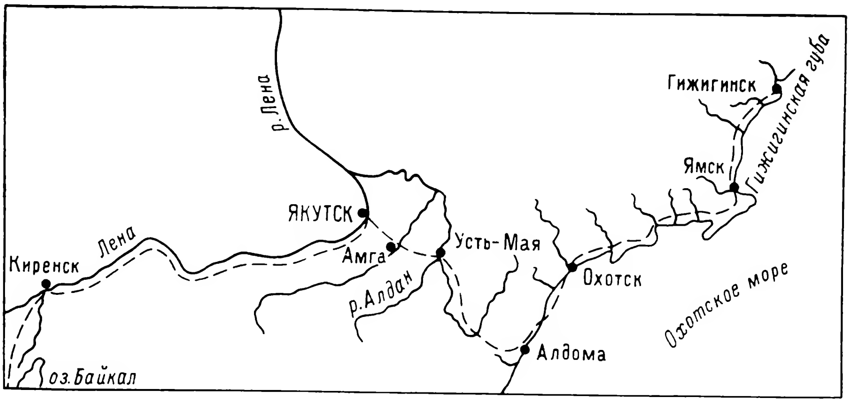


Схема маршрута экспедиции И. И. Редовского в Якутию и к Охотскому морю (1806—1807 гг.).

Маршрут показан прерывистой линией.

В течение всего путешествия ученый вел дневник, в который тщательно заносил свои наблюдения, собирал растения. По прибытии в Якутск он отправил в Академию наук 2 ящика собранных гербарных материалов. Больше посылок от него в Петербург уже не поступало. После смерти Редовского его дневник и другие рукописные материалы были доставлены в Иркутск, к графу Головкину, от которого в 1809 г. они поступили в Академию наук. Гербарный же материал, собранный Редовским от Якутска до Охотского моря, был отправлен в Петропавловск-на-Камчатке, которому Гижигинск подчинялся в административном отношении.

С поступившими в Петербург материалами Редовского тогда же ознакомился акад. Н. Я. Озерецковский. Вскоре им было сделано представление в Конференцию Академии о желательности издания дневника путешественника. По мнению Озерецковского, дневник содержал очень интересные сведения о местах, которые были посещены Редовским. Однако Конференция Академии постановила отложить издание дневника ввиду отсутствия многих коллекционных (главным образом, гербарных) материалов, которые она надеялась получить в ближайшее время. Вместе с тем было постановлено переписать начисто на языке оригинала дневник Редовского (он был написан автором по-немецки), переплести его и подготовить для последующих работ с ним. Поскольку в Академию больше не поступало каких-либо материалов по путешествию Редовского, вопрос об издании дневника уже больше не поднимался и вскоре совершенно заглох.

А между тем 2 ящика гербария, собранного Редовским от Якутска до побережья Охотского моря, лежали в портовых складах Петропавловска-на-Камчатке. Здесь летом 1816 г. о них узнал естествоиспытатель А. Шамиссо, участник экспедиции Коцебу на корабле «Рюрик», посетившей Петропавловск-на-Камчатке. Без особого труда ему удалось получить от камчатского губернатора Рудакова в обмен на охотничье ружье гербарные сборы Редовского.[1] При этом, не зная маршрута Редовского и его судьбы, он посчитал местом сбора полученного гербария Камчатку. В 1841 г. Ботаническим музеем Петербургской академии наук покупкой был приобретен гербарий Шамиссо. Как отмечают И. Т. Васильченко и С. Ю. Липшиц, «кроме образцов Шамиссо в этой коллекции представлены растения других сборщиков (в том числе И. Эшшольца и

---

[1] И. П. Бородин. Коллекторы и коллекции по флоре Сибири. Тр. Бот. музея Акад. наук, вып. 4, 1908, стр. 101.

И. И. Редовского)».[2] Часть указанной коллекции (дубликаты), обработанная Ф. Шлехтендалем, хранится в ГДР, в Галле (Halle), в Гербарии ботанического сада университета (сообщено С. Ю. Липшицем). Растения гербария Редовского в коллекции Шамиссо получили этикетки с надписью «Redowski-Kamtschatka». По этому поводу В. Л. Комаров замечает: «Мы знаем, например, как долго смело писалось на ярлыках и перепечатывалось в авторитетнейших работах такое показание: Redowski—Kamtschatka, и мы теперь твердо знаем, что несчастный Редовский, ехавший, действительно, на Камчатку, до нее не доехал, а утонул в марте 1807 г. около Гижиги.[3] Ни одного растения он не собрал на Камчатке, но сборы его из окрестностей Охотска, с растениями, часто совершенно чуждыми Камчатке, дошли до Берлина и Петербурга. . . В Европу их доставил ботаник Шамиссо, который, получив ценное наследство Редовского, не поинтересовался достаточно подробно расспросить об его происхождении».[4]

В середине XIX века дневником Редовского заинтересовался акад. А. Ф. Миддендорф. В своей работе «Растительность Сибири» он в ряде ее мест ссылается на дневниковые свидетельства Редовского, подтверждая ими данные о северных границах произрастания видов растений.[5]

После этого каких-либо сведений о пользовании дневником Редовского не имеется. А через некоторое время дневник и снятая с него копия оказались затерянными. В течение нескольких десятилетий их судьба была неизвестна, они считались утраченными. Это вынужден был в свое время констатировать и Д. И. Литвинов. Он с сожалением указывал, что собранный Редовским гербарий во многом теряет свое научное значение из-за того, что точно не установлен маршрут путешествия ученого.[6] Установить же его нельзя было, не имея дневника путешественника. Этим, безусловно, и объясняется, что В. Л. Комаров в своей карте маршрутов экспедиций по Якутии, [7] на которой нанесены маршруты 37 экспедиций с 1786 по 1914 г., не указал маршрута И. И. Редовского, хотя о его путешествии хорошо знал. Только в 1931 г. копия дневника И. И. Редовского, объемом в 470 страниц, была обнаружена известным архивистом Л. Б. Модзалевским и А. И. Толмачевым в Гербарии Ботанического музея Академии наук. Тогда же она поступила в академический Архив, где и хранится в настоящее время.[8]

В 1940 г. в Архиве был осуществлен перевод дневника на русский язык. Акад. Л. С. Берг, ознакомившись в 1948 г. с переводом, писал: «Дневник представляет интерес. Но печатать его в таком виде, в каком он дошел до нас, невозможно: местами это только конспект будущей записи. Поэтому полагал бы, что следовало бы напечатать подробное извлечение из дневника».[9]

В 1962 г. А. М. Черниковым в трудах Географического общества СССР были опубликованы извлечения из дневника этнографических наблюдений Редовского.[10] Несмотря на то, что Редовский был ботаником, он уделил значительное внимание в дневнике наблюдениям этнографического характера, рисуя быт, нравы, обычаи народностей, с которыми ему пришлось встречаться во время путешествия. В более широком плане (типа «подробного извлечения» — Л. С. Берг) дневник Редовского, к сожалению, не опубликован и по настоящее время, на что уже обращалось внимание в капитальном издании «История Академии наук СССР».[11]

Имя И. И. Редовского, хорошо известное И. П. Бородину, Д. И. Литвинову, В. Л. Комарову, ряду других ботаников, к сожалению, перестало упоминаться в последних сводных историко-ботанических работах.[12]

В настоящей статье дается освещение ботанических наблюдений И. И. Редовского с максимально точным использованием («извлечением») его дневниковых записей.

Изучение дневника позволило установить и весь маршрут путешествия Редовского, показываемый на карте-схеме в этой же статье.

* * *

20 мая 1806 г. дневник И. И. Редовского был начат. Уже первая его страница ярко свидетельствовала о настроении и намерениях ученого. «Я понимал, — писал Редов-

---

[2] С. Ю. Липшиц, И. Т. Васильченко. Центральный гербарий СССР Исторический очерк. Изд. «Наука», Л., 1968, стр. 17.

[3] Эта версия о смерти Редовского ничем не подтверждена.

[4] В. Л. Комаров. Флора полуострова Камчатки. Изд. АН СССР. Л., 1927, стр. 4—5.

[5] А. Миддендорф. Путешествие на север и восток Сибири, ч. 1, вып. 4, отд. 4. Растительность Сибири. СПб., 1867, стр. 509, 526, 527, 535, 536.

[6] Д. И. Литвинов. Библиография флоры Сибири. Тр. Бот. музея Акад. наук, вып. 5, 1909, стр. 225—227.

[7] В. Л. Комаров. Введение в изучение растительности Якутии. С 2 картами и 8 таблицами. Тр. Комисс. по изучению Якутской АССР, т. 1, Л., 1926, карта № 1.

[8] Лен. отд. Архива АН СССР. Ф. 37, оп. 1, № 16.

[9] Лен. отд. Архива АН СССР. Р. V. оп. Б, № 68.

[10] А. М. Черников. Экспедиция И. И. Редовского. Географическое общество СССР. Материалы отделения истории географических знаний, вып. 1, Л., 1962.

[11] История Академии наук СССР, т. 2. Изд. «Наука», М.—Л., 1964, стр. 111.

[12] Н. А. Базилевская, И. П. Белоконь, А. А. Щербакова. Краткая история ботаники. Изд. «Наука», М., 1968. Г. В. Крылов, Н. Г. Салатова. История ботанических и лесных исследований в Сибири и на Дальнем Востоке. Изд. «Наука», Новосибирск, 1969.

ский, — что такое путешествие можно совершить раз в жизни, и я хочу, чтобы оно было совершено как можно лучше. Что касается меня, то, кроме этого путешествия, сейчас у меня нет ничего важнее».

Из Иркутска выехали на лошадях, запряженных в телеги, держа путь к Киренску. Сюда прибыли через 10 дней. На протяжении этого пути записей ботанического характера в дневнике не встречается. В Киренске пробыли всего сутки.

Здесь были наняты 4 лодки, на которых Редовский со спутниками продолжил путешествие вниз по течению Лены. По пути делались остановки, люди высаживались у интересовавших Редовского мест. Сам путешественник при этом совершал небольшие ботанические экскурсии в прибрежной полосе.

Движимый желанием как можно более подробно ознакомиться с флорой Сибири, он нередко взбирался, подчас с риском для жизни, на крутые отвесные скалы. В ежедневных дневниковых записях путешественником тщательно фиксируются наблюдавшиеся им растения, нередко с указанием фенологической фазы, степени обилия, экологических условий. Если встречавшиеся растения были ему неизвестны, то в таких случаях делались их краткие описания на латинском языке. Большинство таких растений Редовским гербаризировалось и предназначалось для их дальнейшей камеральной обработки.

Так, от Киренска до Якутска Редовский отмечает следующие растения: «*Atragene alpina (Atragene sibirica)*[13] — в цвету; *Potentilla nivea* — в большом количестве; *Saxifraga bronchialis* — только на склонах скал: *Mitella nuda* — как раз цвела. . .она любит тенистые места; *Sambucus racemosa* — в плодах; *Astragalus*, который уже ранее встречался близ Иркутска, но он почти исчезает, сохраняясь лишь на песчаных горах. На крутой скале из известняков *Arbutus alpina* (*Arctous alpina*) в цвету и *Arbutus uva-ursi (Arctostaphylos uva-ursi)*; *Salix*, *Draba*, *Asplenium*; *Spiraea sorbifolia (Sorbaria sorbifolia)* — в большом количестве на песчаных берегах, но еще не цветет».

На скале на левом берегу Лены путешественник нашел *Androsace villosa (Androsace incana)*, *Geranium*, *Paris quadrifolia*, *Dryas octopetala*, *Betula nana* (s. l.), *Rhododendron ferrugineum (Rhododendron parvifolium)*, на обрывистых склонах часто уже отцветающий *Rhododendron dahuricum*, *Anemone narcissiflora (Anemone crinita)*, являющийся украшением лужаек, *Empetrum nigrum (Empetrum sibiricum)* — в огромных количествах, *Arenaria*, *Carex*.

На правом берегу Лены в торфяном болоте путешественником были найдены «*Fumaria paeoniaefolia (Corydalis paeoniifolia)*, *Rubus arcticus*, *Convallaria trifolia (Smilacina trifoliata)*, которая еще не зацвела, растет в тенистых влажных местах и называется якутским чаем».

Упоминание о лесах по берегам Лены мы находим в дневнике лишь при описании окрестностей слободы Витим (только на 5-й день путешествия по Лене); Редовский не указывает, какие виды деревьев встречаются в лесу, а лишь пишет, что «берега Лены во многих местах лесистые» и что в «темном лесу» он нашел *Aquilegia*, *Potentilla* и др.

Сталкиваясь на берегах Лены с редким местным населением, путешественник с горечью записывает, что не раз приходилось видеть якутских женщин, заготовлявших кору молодых деревьев для еды зимой.

Прибыв 9 июня в Олекминск, Редовский сделал желавшим противооспенные прививки. Однако, говорит он, «желающих вакцинироваться оказалось очень мало, так как думают, что прививка обязательно приведет к болезни».

При дальнейшем продвижении из Олекминска к Якутску Редовский замечает, что берега Лены все более густо зарастают даурским рододендроном; он встречается здесь в таком обилии, что путешественник предлагает изменить его название на *Rhododendron sibiricum*. В зарослях этого рододендрона Редовский находил *Phlox sibirica*, *Viola lanceolata (Viola gmeliniana)*, *Myosotis*, *Fragaria*, *Androsace*, *Carex*, *Lychnis*, *Scorzonera*, *Polygonum divaricatum*, *Saxifraga bronchialis*; на лесных лужайках цвел *Cypripedium guttatum*. Еще одно упоминание о лесистости берегов находим в дневнике, где его автор пишет, что при впадении р. Каменки в Лену имеется остров «150 сажен в окружности, поросший тем же лесом, что и берег реки».

Далее вдоль самого края берега Редовским отмечалась цветущая *Pulmonaria sibirica (Mertensia sibirica)* и *Potentilla fruticosa* (*Dasiphora fruticosa*), которая еще не цвела.

В ущельях между скал были найдены *Aquilegia alpina (Aquilegia amurensis?)*, *Cypripedium macranthum*, *Thalictrum alpinum* и другие, уже ранее находимые растения.

Так как Редовский спешил скорее достигнуть берега Охотского моря, то он не имел времени удаляться от Лены для более широких флористических исследований. Сожалея об этом, он пишет: «Можно предполагать, что в Сибири имеется еще много новых растений, потому что путешественник обычно посещает только горы, расположенные вблизи Лены, в то время как во внутренние районы гор вряд ли попадал ботаник».

На пути от Олекминска до Якутска Редовский собрал ряд растений, ранее им не встреченных и неизвестных, поэтому в дневнике он дает им краткие описания на латинском языке, что должно было помочь в определении их при обработке гербария.

---

[13] В тех случаях, когда в дневнике Редовского указываются уже устаревшие названия растений, в скобках помещаются их современные названия, принятые во «Флоре СССР», тт. 1—30.

В Якутск Редовский прибыл 15 июня и здесь задержался на 7 дней для комплектования транспорта, так как дальнейший путь на восток предстояло проделать уже на лошадях. В Якутске Редовский познакомился с местным доктором Реслейном, который «сообщил мне, — пишет путешественник, — свои заметки о естественной истории Камчатки».

22 июня Редовский вместе со спутниками покинул Якутск. Переехав на лодках на правый берег Лены, Редовский остановился на станции Яхманка, где был сборный пункт всех, кто ехал на Охотск. Здесь были получены лошади, необходимые для дальнейшего следования.

Путь от Якутска до побережья Охотского моря был очень труден и продолжался 40 дней. Непроходимые болота, переправы через многочисленные реки, переходы через горы, на которые приходилось подниматься почти по отвесным скалам, — все это крайне осложняло путешествие, к тому же ливневые дожди заставляли прерывать ан несколько дней продвижение отряда.

На участке пути до слободы Амгинской Редовский отмечает, что леса здесь состоят из крупных елей и лиственниц, ольхи, боярышника и «кустарниковой березы» — в подлеске.

Встречались и луга с разнотравьем, нередки были пашни и покосы. В дневнике указывается на лугах и в лесах ряд видов, ранее Редовскому не встречавшихся: *Linum perenne (Linum komarovii)*, *Veronica incana*, *Phlomis tuberosa*, *Trifolium lupinaster*, *Geranium pratense*, *Delphinium grandiflorum*, *Anemone dichotoma*, *Gnaphalium leontopodium (Leontopodium palibinianum)*, *Potentilla hirta (Potentilla recta)*, *Bartsia pallida (Castilleja pallida)*, *Pedicularis comosa* (auct.), *Andromeda polifolia*, *Ledum palustre*, *Ranunculus*, *Lychnis*, *Plantago* и 2 вида астрагала.

Вблизи Амгинской пристани Редовским впервые была найдена «красивая и редкая *Campanula punctata*». В озерах и по их берегам встречались *Ranunculus pulchellus*, *Caltha palustris*, *Utricularia vulgaris*, *Nymphaea*.

По мере продвижения на восток Редовский отмечает в лесах постепенное уменьшение количества елей и преобладание лиственницы, указывает также, что встречаются здесь и тополи, но в кустовой форме.

На горных склонах путешественником отмечен кедровый стланик (*Pinus pumila*) и *Rhododendron ferrugineum* (*Rhododendron parvifolium*).

Продвигаясь вдоль р. Маи, Редовский пишет: «Для ботаника эта Майская дорога мало интересна. . . На этом пути не встречается ничего, кроме сплошного леса, болот и покрытых лесом горных хребтов, не отличающихся щедростью в отношении растений».

Интересуясь развитием здесь сельского хозяйства, путешественник, со слов местных жителей, записывает, что в районе Усть-Майской пристани «делались опыты с арбузами, огурцами, горохом, капустой, картофелем, давшие хорошие результаты».

3 июля Редовский покинул Усть-Майскую пристань и выехал к ур. Нелькан.

В дневнике путешественник писал о выбранном им маршруте. «Мы взяли самое прямое направление, по которому до нас еще не проходила ни одна экспедиция, и мы, таким образом, идем по этой дороге впервые. По ней ездят обычно лишь тунгусы верхом на лошадях. Больше же пользуются дорогой в лодках от пристани Усть-Мая по реке Мае до Нелькана». Путь был нелегок: приходилось пробираться по заболоченной местности, порой по бездорожью, так как имевшаяся дорога во многих местах была размыта дождями, взбираться на горы и задерживаться из-за сильных дождей.

На 20-й день отряд прибыл в ур. Нелькан. Здесь сменили часть лошадей на оленей, более приспособленных к условиям бездорожья. Полностью заменить лошадей на оленей не удалось, так как последних было недостаточно; по необходимости пришлось мириться с этим и дальше двигаться двойной тягой — лошадьми и оленями.

«24 июля, — отметил Редовский, — наш караван выступил на знаменитую Алдомскую дорогу». Теперь его путь лежал непосредственно к Охотскому морю, к Алдомской пристани. Дорога шла через горы, которые обычно до середины июня были покрыты снегом. В дневнике отмечается: «Весна здесь только теперь начиналась. . . кустарниковая береза, альпийская ива только теперь распускаются и цветут».

Альпийская флора значительно обогатила ботанические коллекции Редовского, и в дневнике появилась характерная запись: «На Яблоновом[14] хребте я нашел больше видов, чем за все мое путешествие от Якутска». Далее в дневнике приводится большой список растений под заголовком «Plantae in montibus Jablonoi Chrebet obviae». В нем помещены в основном неизвестные Редовскому растения и поэтому часто указывается лишь род или семейство, с подробным описанием на латинском языке каждого растения.

1 августа отряд достиг Алдомской пристани. Здесь путешественник и сопровождавшие его люди пробыли 4 дня, готовясь к дальнейшему пути на Охотск. Утром 4 августа выступили на север. Теперь пришлось полностью отказаться от лошадей, заменив их оленями. Отряд получился довольно внушительный, он тронулся, имея для своего передвижения свыше 40 оленей. Его путь проходил вдоль побережья Охотского моря. Здесь Редовский отмечает в дневнике следующие виды: *Arenaria peploides (Ammodenia peploides)*, *Primula integrifolia (Primula finmarchica)*, *Swertia corniculata (Halenia corniculata)*, *Pisum maritimum (Lathyrus maritimus)*, *Pulmonaria maritima (Mertensia maritima)*, *Melandrium sibiricum (Lychnis sibirica)*, *Juniperus sibirica*, *Serratula*, *Sedum* —

---

[14] Яблоновым хребтом И. И. Редовский ошибочно называет всю горную систему, по которой пролегал его маршрут от Усть-Майской пристани до Охотска.

flore purpureo, *Sanguisorba*. Некоторые из перечисленных видов названы Редовским, по-видимому, ошибочно, так как последующими исследователями нахождение их в этом районе не указывается. У подножия прибрежных скал путешественнику часто встречался *Rhododendron kamtschaticum*.

Редовский записывает, что по берегам многочисленных рек, впадающих в Охотское море, растут крупные деревья *Populus suaveolens* (он ошибочно называет их «*Populus balsamifera*»). На прибрежных горах встречалось много видов, неизвестных путешественнику, поэтому в дневнике имеется ряд страниц, заполненных описаниями (на латинском языке) собранных там растений. Отмечая позднее развитие растений в этом суровом климате, Редовский пишет, что 14 августа «близ нашего лагеря стоит куст *Rhododendron kamtschaticum* в полном цвету».

Часть дальнейшего пути Редовский проплыл с попутчиками на лодке по морю, поэтому ботанических наблюдений им не проводилось.

20 августа Редовский вместе со всем отрядом прибыл в Охотск. Окрестности города сильно поразили ботаника. «Вокруг этого города нет ни травы, ни деревьев», — замечает он. В Охотске Редовский вместе с отрядом пробыл немногим меньше 3 месяцев. За это время им было совершено несколько ботанических экскурсий на близлежащий Марьяканский хребет и собран ряд растений. В дневнике было отмечено, что ольха, береза и рябина «имеют здесь кустарниковую форму», встречаются часто *Rhododendron chrysanthum (Rhododendron aureum)*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Cornus suecica (Chamaepericlymenum suecicum)*, в мелких озерах обильно растут *Hippuris vulgaris* и *Potamogeton*.

11 ноября, когда уже наступила суровая зима, Редовский выехал из Охотска. Ехать пришлось на собаках. Дорога, как и прежде, шла вдоль берега моря. Ботанические наблюдения прекратились, так как снежный покров местами достигал «до двух аршин». Изредка в дневнике появляются лаконические замечания: «справа лес из тонких лиственниц», «ближе к истоку реки Алгала лиственницы имеют лучший вид, ближе к устью — угнетенный вид; морской воздух и почва мешают их произрастанию» или еще далее: «едем по реке Тау, на ее островах много крупных *Populus balsamifera*» (название ошибочно, там растет *Populus suaveolens*). «В расщелинах скал часто встречается *Robinia jubata* (*Caragana jubata*) до полутора футов высоты».

8 декабря Редовский подъехал к р. Сиглан. Отсюда путь снова шел по труднопроезжаемой местности, по сплошному бездорожью. Отряд продвигался, преодолевая горные хребты, проезжая по тундре, проходя, как отмечается в дневнике, через «леса из лиственниц и елей». Достигнув 13 декабря крепости Ямска, Редовский из-за плохой погоды и сильных морозов задержался здесь почти на 2 недели. Он не удержался от соблазна заехать отсюда на лежащий в устье р. Ямы небольшой остров Беян, куда раньше приезжали коряки для жертвоприношений. Обследовав остров, Редовский отметил, что он густо зарос низкорослой березой и кедрами.

26 декабря вместе с проводниками-коряками отряд на собачьих упряжках тронулся в дальнейшую дорогу. Теперь его путь лежал к уже недалекому Гижигинску. 1 января 1807 г. отряд прибыл на станцию Туманы. Здесь из-за сильного ветра и снегопада пришлось задержаться на 3 дня. Воспользовавшись этим, Редовский решил обследовать окружающие горы. Однако непогода чуть не привела его к гибели. В дневнике он довольно спокойно отразил это событие: «Я поднялся на одну из гор; при спуске поскользнулся и пролетел вниз около десяти саженей по гладкому снегу. Куст ольховника спас меня от верной смерти между скал».

Сменив на станции нарты и собак, отряд 5 января 1807 г. выступил дальше. Однако вскоре снова разбушевалась пурга, выпал глубокий снег, дорога стала совершенно непроходимой. Опять пришлось сделать вынужденную остановку, на этот раз прямо в лесу. Пурга бушевала 9 дней. Наконец, наступило затишье, и Редовский тронулся в путь. Из-за глубокого снега двигались медленно; за день проходили всего 6—10 верст, натуралистические наблюдения пришлось полностью прекратить. Дорога вывела отряд снова почти к самому побережью моря, ехать стало немного лучше, но продукты питания полностью истощились. Однако в самый критический момент пришла помощь от местных коряков. Вместе с ними Редовский вскоре достиг устья р. Таватумы. В трех верстах вверх по этой реке путешественник с интересом обследовал указанный коряками горячий источник. В дневнике отмечается, что «с горного склона, высотой до 10 саженей, из пещеры в скале, диаметром около фута, вырывается горячий источник. . . Горный склон источника порос соснами и ольхами».

На последней перед Гижигинском станции Наяхан Редовский заносит в дневник удивившее его сообщение коряков, что здесь недалеко от побережья «встречается жемчуг в раковинах».

Быстро преодолев оставшиеся версты, вечером 27 января 1807 г. Редовский вместе со всем отрядом прибыл, наконец, в Гижигинск. Здесь он остановился в доме купца Баранова, брата известного деятеля Российско-американской компании А. А. Баранова, управлявшего делами компании на Алеутских и других островах, а также и в Северной Америке. Был преодолен долгий и тяжелый путь, потребовавший от путешественника большого напряжения физических и моральных сил. «В Гижигинск, — отмечает Редовский в дневнике, — я приехал слабый и усталый от путешествия, полный забот о камчатских обстоятельствах и занятый различными другими соображениями».

На этом по существу заканчиваются путевые записи И. И. Редовского. Из нескольких страниц дневника, написанных путешественником в Гижигинске (последняя запись от 2 февраля 1807 г.), видно, что все его мысли были там сосредоточены на одном: как лучше организовать свой дальнейший путь, в первую очередь на Камчатку. Преждевременная смерть Редовского (8 февраля 1807 г.) не дала возможности осуществиться широкому плану успешно начатого путешествия.

За 8 месяцев Редовским был пройден путь около 5.5 тысяч верст. Он был проделан на лошадях (в телегах и верхом), на лодках (по Лене и в прибрежных водах Охотского моря), на оленях (верхом и на нартах) и, наконец, на собачьих упряжках.

В любых условиях погоды, при самой неблагоприятной обстановке ученый заносил в свой дневник путевые наблюдения. Они были то достаточно подробными и связными, то краткими и схематичными, напоминающими лишь конспект будущего более обстоятельного текста. Все это сопровождалось постоянным сбором ботанических коллекций, их бережной упаковкой и заботой о сохранении в пути. Последний же этап перед Гижигинском Редовский совершил полубольной, с отмороженными пальцами ног.

Путешествие И. И. Редовского вошло в славный перечень путешествий, о которых так ярко говорил В. Л. Комаров в предисловии к изданию, посвященному академическим экспедициям. «Нелегок был путь путешественников в недоброе старое время. Неналаженность и примитивность транспорта делали чрезвычайно тяжелыми те переезды, которые в наше время являются легкими и простыми. Какая-нибудь поездка в Крым длилась месяцами, угрожала здоровью и кончалась иногда трагически. . . и тем не менее труды старых путешественников дают прочную основу для изучения нашей страны» (В. Л. Комаров). [15]

Труды многих из этих путешественников остались запечатленными в их дневниках, порой еще неопубликованных, рукописях, коллекциях, в их письмах. Среди таких источников видное место принадлежит и дневнику И. И. Редовского, его гербарным материалам. Вклад этого ученого в познание северо-восточной окраины нашей родины несомненен.

* * *

А. Шамиссо, обрабатывая гербарий Редовского, выделил особый монотипный род из семейства крестоцветных — *Redowskia sophiifolia* Cham. et Schlecht.

В честь Редовского также названы следующие новые виды из коллекций, собранных им во время путешествия в Якутию и к Охотскому морю: *Arenaria redowskii* Cham. et Schlecht., *Cassiope redowskii* (Cham. et Schlecht.) G. Don, *Carex redowskiana* C. A. Mey., *Corispermum redowskii* Fisch., *Corydalis redowskii* Fedde., *Rhododendron redowskianum* Maxim., *Saxifraga redowskiana* Sternb., *Saxifraga redowskii* Adams.

Ботаник Рудольф дал описания и изображения нескольких видов из сборов Редовского: *Myosotis ciliata* Rud., *Fumaria peregrina* Rud., *Campanula expansa* Rud., *Sedum cyaneum* Rud., *Pedicularis longiflora* Rud.

Имя И. И. Редовского, скромного, но отважного ученого, заслуженно вошло в историю ботанической науки в России. Первые (и наиболее подробные) биографические сведения о нем даны Г. Спасским.[16] В последующем И. П. Бородин [17] и Д. И. Литвинов [18] в своих работах кратко касаются путешествия Редовского и его ботанических исследований. «Русский биографический словарь» (1910) [19] столь же кратко, а во многом и неточно, дает справку о жизни и путешествии Редовского. В «Трудах Архива АН СССР»[20] приводится интересный список хранящихся в этом Архиве документальных материалов ученого.

К сожалению, портрета И. И. Редовского нигде не найдено и, вероятнее всего, он вообще не был написан.

В заключение авторы приносят глубокую благодарность С. Ю. Липшицу за ценные советы и указания, использованные в данной статье.

---

[15] Материалы для истории экспедиций Академии наук в XVIII—XIX вв. Тр. Архива АН СССР, вып. 4, М.—Л., 1940, стр. III.

[16] Г. Спасский. Воспоминание о ботанике И. И. Редовском. «Отечественные записки», 1852, октябрь, стр. 144—152.

[17] И. П. Бородин. Коллекторы и коллекции по флоре Сибири. Тр. Бот. музея Акад. наук, вып. 4, 1908, стр. 101, 139, 184, 185.

[18] Д. И. Литвинов. Библиография флоры Сибири. Тр. Бот. музея Акад. наук, вып. 5, 1909, стр. 225—227.

[19] Русский биографический словарь. Том «Притвиц—Рейс», стр. 533—534.

[20] Источник тот же, что указан в сноске 15, стр. 157—159.

ХРОНИКА

УДК 92 : 582 (494)

ПРОФЕССОР ПАУЛЬ ЭЛЛЕН (1896—1973)

V. P. BOTSCHANTZEV. PROFESSOR PAUL AELLEN (1896—1973)

20 августа 1973 г. в гор. Базеле (Швейцария) на 77 году жизни скончался П. Эллен (P. Aellen).

Доктор Эллен был широко известен как крупнейший знаток сем. маревых (*Chenopodiaceae*) и некоторых других групп растений. Он принимал участие в составлении «Флоры СССР», обработав совместно с М. М. Ильиным род *Chenopodium* L. (Флора СССР, 6, 1936). Из последних наиболее крупных работ проф. Эллена следует отметить обзоры многих родов маревых для «Флоры Европы» (Fl. Europaea, 1, 1964), почти всего семейства маревых для «Флоры Турции» (Fl. of Turkey, 2, 1967), всех маревых Юго-Западной Африки (H. Merxmüller, Prodromus einer Flora von Südwestafrika, Lief. 10, n° 32, 1967).

Смерть прервала его многолетний и очень интересный труд над маревыми Среднего Востока, предназначенный для «Flora Iranica».

Ботаники Советского Союза чтят память проф. П. Эллена.

В. П. Бочанцев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 4 X 1973.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3 (47+57)58 (208)

V ДЕЛЕГАТСКИЙ СЪЕЗД ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

V. A. ALEKSEEV. THE V DELEGATE CONGRESS OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY. THE RESOLUTION OF THE V DELEGATE CONGRESS OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY. THE DECISIONS OF SYMPOSIA OF THE CONGRESS. THE RESOLUTION OF THE INSPECTING COMMITTEE ON THE ACTIVITY OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY THROUGH THE PERIOD BETWEEN THE IV AND THE V DELEGATE CONGRESSES OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY

5—7 сентября 1973 г. в Киеве состоялся V съезд Всесоюзного ботанического общества. В съезде участвовало около 800 человек: 353 делегата и более 400 гостей. Работа проходила на пленарных (5 и 7 сентября) и секционных (6 сентября) заседаниях.

Съезд открыл президент ВБО Е. М. Лавренко. Во вступительном слове он отметил, что на IV съезде ВБО, состоявшемся в Тбилиси в 1969 г., киевские ботаники предложили провести V съезд в столице Украины. Это предложение было с благодарностью принято делегатами съезда, ибо Украина является одним из крупнейших центров развития ботаники в СССР. Особенно следует отметить заслуги украинских ботаников в разработке за последние годы актуальных вопросов систематики водорослей, прикладной альгологии, в изучении флоры лишайников и грибов, некоторых вопросов функциональной ботаники и в ботаническом музееведении.

От имени Академии наук УССР участников съезда приветствовал ее вице-президент В. С. Гутыря, от имени Географического общества СССР — его вице-президент М. П. Петров. Председатель Белорусского республиканского ботанического общества И. Д. Юркевич преподнес в дар съезду труды этого общества. Очень приятным было появление на съезде юннатов Республиканской биологической станции, пришедших в зал заседания с букетами алых гвоздик.

5 сентября пленарные заседания были посвящены рассмотрению ряда проблем, стоящих перед ботанической наукой и ботанической общественностью.

С докладом «Задачи ботанической науки в решении проблемы „Человек и биосфера“» выступил **Е. М. Лавренко. П. М. Жуковский** прочитал доклад «Проблема таксономии культурных растений». Президент Украинского ботанического общества, директор Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР **К. М. Сытник** посвятил свое выступление теме «Организация, основные результаты и перспективы развития ботанических исследований на Украине». С докладом «Актуальные проблемы изучения низших растений», составленным совместно с **А. Н. Окснером**, выступил **М. М. Голлербах. В. В. Скрипчинский** сделал доклад «Эволюция фотопериодизма». Большинство перечисленных докладов намечается опубликовать в «Ботаническом журнале».

На пленарном заседании 5 сентября обсуждались также вопросы, связанные с предстоящим в 1975 г. XII Международным ботаническим конгрессом. **А. Л. Тахтаджян** сделал доклад «О подготовке к XII Международному ботаническому конгрессу», в котором рассмотрел также современные тенденции в организации ботанических совещаний и конгрессов и подверг критическому анализу состояние различных разделов ботанической науки в нашей стране. Выступивший в качестве содокладчика **О. В. Заленский** рассказал участникам съезда о научной программе Конгресса.

Во второй день работы съезда, 6 сентября, проводились секционные заседания. Функционировали следующие секции и симпозиумы: 1) Секция охраны растительного мира. Симпозиум «Проблемы охраны растительного мира»; 2) Секция физиологии растений. Симпозиумы «Корень — структура и функции», «Структура и физиологические процессы у ксерофитов степей и пустынь»; 3) Секция высших растений. Симпозиумы «Вопросы биосистематики и эволюции растений», «Вопросы изучения флоры высших растений», «Актуальные вопросы бриологии»; 4) Секция истории флоры и растительности. Симпозиум «История растительного покрова лесостепи и степи СССР в антропогене»; 5) Секция геоботаники. Симпозиумы «Применение математических методов в геоботанике», «Актуальные вопросы изучения продуктивности фитоценозов»; 6) Секция низших растений. Симпозиумы «Актуальные вопросы микологии», «Актуальные вопросы лихенологии».

На перечисленных симпозиумах было заслушано и обсуждено 169 докладов и сообщений.[1] Наибольшее внимание делегатов и гостей съезда привлек симпозиум «Проблемы охраны растительного мира». С программным докладом «Актуальные вопросы охраны растительного мира» от имени нескольких авторов (Б. П. Колесников, А. М. Семенова-Тян-Шанская, С. М. Стойко, В. Н. Тихомиров) выступил **Б. П. Колесников.** Результатом докладов и многочисленных выступлений участников этого симпозиума явилась резолюция, в которой намечен ряд задач в области охраны растительного мира (см. ниже). С большим успехом прошли также другие симпозиумы, собравшие ведущих специалистов в соответствующих областях ботаники. Принятые на симпозиумах решения публикуются в приложениях к Резолюции съезда.

Третий день работы съезда, 7 сентября, был посвящен организационным вопросам. Отчетный доклад о деятельности ВБО за период между IV и V съездами (1969—1973 гг.) был сделан ученым секретарем Общества **В. А. Алексеевым**,[2] отчетный доклад Ревизионной комиссии ВБО — ее председателем **И. Х. Блюменталем** (см. ниже). В прениях по отчетным докладам выступил ряд делегатов съезда. **И. Д. Юркевич** (Белорусское республиканское ботаническое общество) отметил большую работу, проделанную Всесоюзным ботаническим обществом. Он выразил пожелание о развертывании социалистического соревнования между отделениями ВБО и награждении победителей почетными грамотами. Крайне важно для укрепления авторитета советской ботанической науки, — отметил выступающий, — расширение издательской деятельности Общества. Необходимо добиться от Президиума АН СССР улучшения дел с публикацией ботанических работ, и в частности, организовать новый журнал «Флора и растительность». **Н. С. Камышев** (Воронежское отделение ВБО) также подчеркнул важность самостоятельных изданий ВБО и потребность в издании и переиздании определителей. Он обратил внимание на желательность более оперативного оформления новых членов в Обществе. **А. В. Куминова** (Новосибирское отделение) остановилась на актуальных вопросах ботанической номенклатуры. **А. Х. Кушхов** (Кабардино-Балкарское отделение) отметил целесообразность создания на Северном Кавказе Филиала АН СССР и превращения Приэльбрусья в национальный парк. Выступающий внес несколько предложений: о создании Центрально-Кавказского ботанического журнала, о выпуске всесоюзной ботанической газеты, об организации семинара председателей отделений ВБО. Кушхов выразил сомнение в целесообразности финансовых отчислений отделений для обеспечения издательской деятельности маломощных подразделений Общества. Делегаты **А. К. Ефейкин** (Чувашское отделение) и **В. Б. Куваев** (Кировобадское отделение) обратили внимание на необходимость скорейшего переиздания адресной книги членов Всесоюзного ботанического общества.

Ряд пожеланий был высказан в отношении «Ботанического журнала». **И. Д. Юркевич** предложил ввести в состав редколлегии представителей республик Советского Союза, **Н. С. Камышев** предложил (в приоритетных целях) указывать дату первого поступления рукописи в журнал, а не время ее возвращения после доработки, как это сейчас практикуется.[3]

В заключительном слове ученый секретарь ВБО **В. А. Алексеев** ответил на вопросы и замечания в адрес руководящих органов ВБО.

После обсуждения и утверждения отчетных докладов ученого секретаря и Ревизионной комиссии съезд рассмотрел поправки и дополнения к Уставу ВБО. Доклад от имени уставной комиссии сделал вице-президент ВБО **Б. А. Тихомиров.**

На съезде были избраны почетные члены Всесоюзного ботанического общества: А. Л. Бельгард, Е. Г. Бобров, А. Г. Долуханов, А. А. Корчагин, А. А. Колаковский, М. И. Котов, А. С. Лазаренко, А. Н. Пономаренко, А. И. Прошкина-Лавренко, Т. А. Работнов, Ф. Н. Русанов, Л. И. Савич-Любицкая, А. А. Уранов, М. С. Яковлев.

На заключительном заседании съезд принял резолюцию, в которой одобрил деятельность Общества за отчетный период и наметил задачи на предстоящее пятилетие (см. резолюцию).

В связи с выборами нового состава руководящих органов ВБО на следующее пятилетие **Е. М. Лавренко** сделал заявление, в котором просил не переизбирать его президентом на новый срок. Свою просьбу он мотивировал ухудшением здоровья, занятостью на других научных и административных постах и необходимостью высвободить время для осуществления и завершения ряда научных работ. Е. М. Лавренко выдвинул на пост главы ВБО кандидатуру А. Л. Тахтаджяна, ботаника с мировым именем, широко известного своими фундаментальными исследованиями в области эволюционной систематики растений. **П. М. Жуковский**, выразив в своем выступлении глубокое сожаление по поводу желания Е. М. Лавренко уйти с поста президента, поддержал выдвижение А. Л. Тахтаджяна на этот пост и охарактеризовал его выдающиеся научные заслуги. После выдвижения кандидатов в члены Совета и Ревизионной комиссии Общества были проведены выборы.

---

[1] Тезисы докладов и сообщений опубликованы в книге «Тезисы докладов V делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества», Киев, 1973 г., 25 п. л. Заказы на книгу принимаются по адресу: 197022, Ленинград, ул. проф. Попова, 2, Всесоюзное ботаническое общество.

[2] В. А. Алексеев. Деятельность Всесоюзного ботанического общества за период между IV и V делегатскими съездами (1969—1973), «Ботанический журнал», 7, 1973.

[3] Следует отметить, что, как правило, в статьях, публикуемых в «Ботаническом журнале», указываются даты первого поступления; исключение делается лишь для рукописей, которые подвергаются столь значительной и длительной переработке, что они по существу должны рассматриваться как новые работы.

В результате тайного голосования президентом ВБО был единогласно избран А. Л. Тахтаджян. Почетным президентом единогласно избран Е. М. Лавренко.

В состав Совета ВБО вошло 98 человек: И. И. Абрамов (Ленинград), М. Г. Абуталыбов (Баку), В. А. Алексеев (Ленинград), В. Н. Андреев (Якутск), А. В. Благовещенский (Москва), О. Б. Блюм (Киев), И. Х. Блюменталь (Ленинград), Е. Г. Бобров (Ленинград), М. С. Боч (Ленинград), Б. А. Быков (Алма-Ата), И. Т. Васильченко (Ленинград), Г. И. Галазий (Иркутск), А. И. Галушко (Грозный), Т. С. Гейдеман (Кишинев), М. М. Голлербах (Ленинград), Н. С. Голубкова (Ленинград), П. Г. Горовой (Владивосток), П. Л. Горчаковский (Свердловск), Т. К. Гордеева (Ленинград), Т. К. Горышина (Ленинград), А. М. Гродзинский (Киев), В. И. Грубов (Ленинград), И. Х. Дагис (Вильнюс), А. Б. Жуков (Красноярск), П. М. Жуковский (Ленинград), К. З. Закиров (Ташкент), О. В. Заленский (Ленинград), Н. Р. Иванов (Ленинград), В. О. Казарян (Ереван), Н. С. Камышев (Воронеж), В. Г. Карпов (Ленинград), Н. Н. Кецховели (Тбилиси), Ш. И. Коган (Ашхабад), Б. П. Колесников (Свердловск), В. И. Комендар (Ужгород), Е. Н. Кондратюк (Донецк), И. Ю. Коропачинский (Новосибирск), А. А. Корчагин (Ленинград), Г. В. Крылов (Новосибирск), А. В. Куминова (Новосибирск), Л. А. Куприянова (Ленинград), А. Л. Курсанов (Москва), Е. М. Лавренко (Ленинград), Д. В. Лебедев (Ленинград), Р. Е. Левина (Ульяновск), С. Ю. Липшиц (Ленинград), Е. Л. Любарский (Казань), В. В. Мазинг (Тарту), К. А. Малиновский (Львов), Л. И. Малышев (Иркутск), Б. М. Миркин (Уфа), А. М. Музафаров (Ташкент), Я. И. Мулкиджанян (Ереван), Ю. С. Насыров (Душанбе), Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), А. А. Ничипорович (Москва), П. Н. Овчинников (Душанбе), А. Н. Окснер (Киев), В. И. Парфенов (Минск), М. П. Петров (Ленинград), А. В. Положий (Томск), А. И. Пономарев (Пермь), Л. И. Попова (Фрунзе), Ю. Н. Прокудин (Харьков), Н. И. Пьявченко (Петрозаводск), Т. А. Работнов (Москва), Н. А. Райкова (Ташкент), Л. Е. Родин (Ленинград), И. Д. Романов (Ленинград), Ф. Н. Русанов (Ташкент), О. А. Семихатова (Ленинград), Т. И. Серебрякова (Москва), В. В. Скрипчинский (Ставрополь), Н. С. Снигиревская (Ленинград), В. Б. Сочава (Иркутск), К. В. Станюкович (Душанбе), К. М. Сытник (Киев), Л. В. Табака (Рига), А. Л. Тахтаджян (Ленинград), Б. А. Тихомиров (Ленинград), В. Н. Тихомиров (Москва), А. И. Толмачев (Ленинград), Х. Х. Трасс (Тарту), И. И. Тумаджанов (Тбилиси), А. А. Уранов (Москва), Ал. А. Федоров (Ленинград), Ан А. Федоров (Ленинград), Т. Э.-А. Фрей (Тарту), М. К. Хохряков (Ленинград), М. Х. Чайлахян (Москва), А. А. Чигуряева (Саратов), Н. В. Цицин (Москва), Ю. Р. Шеляг-Сосонко (Киев), И. Д. Юркевич (Минск), Б. А. Юрцев (Ленинград), М. С. Яковлев (Ленинград), А. А. Яценко-Хмелевский (Ленинград), К. К. Янкявичюс (Вильнюс).

В Ревизионную комиссию вошли: Л. Н. Алексеенко, З. Г. Беспалова, Н. Е. Булыгин, З. В. Карамышева, Б. Н. Норин, В. Г. Шевченко.

В заключение выступил с речью новый президент Всесоюзного ботанического общества **А. Л. Тахтаджян.** Он поблагодарил за оказанное доверие и честь и обрисовал ряд первоочередных задач, стоящих перед советской ботаникой и Всесоюзным ботаническим обществом.

Закрывая съезд, председательствующий на заключительном пленарном заседании **Л. Е. Родин** выразил от имени участников съезда искреннюю признательность Украинскому ботаническому обществу и коллективу Института ботаники АН УССР за гостеприимство и большую работу по подготовке и проведению съезда. Особая благодарность выражена президенту УБО, директору Института ботаники К. М. Сытнику и членам киевской части оргкомитета — С. Н. Зиман, А. А. Милько, С. В. Сябряй, В. И. Ткаченко.

После съезда были организованы ботанические экскурсии в заповедники и дендропарки Украины. Многие делегаты и гости участвовали в экскурсиях в Асканию-Нова (87 человек), Канев (100 человек), Житомирское Полесье (60 человек), Белую Церковь (30 человек).

В. А. Алексеев.

Всесоюзное ботаническое общество,
Ленинград.

Получено 30 X 1973 г.

Заседание Совета Всесоюзного ботанического общества

7 сентября 1973 г. в Киеве под председательством президента ВБО А. Л. Тахтаджяна состоялось первое заседание нового состава Совета ВБО. На заседании были избраны вице-президенты Общества, его ученый секретарь и Президиум.

Вице-президентами ВБО избраны: О. В. Заленский, Т. А. Работнов, К. М. Сытник, Б. А. Тихомиров, А. И. Толмачев.

Ученым секретарем ВБО избран В. А. Алексеев.

В состав Президиума ВБО избрано 29 человек. Помимо президента, вице-президентов и ученого секретаря в состав Президиума ВБО вошли И. Х. Блюменталь, Е. Г. Бобров, И. Т. Васильченко, М. М. Голлербах, Т. К. Гордеева, В. И. Грубов, П. М. Жуковский. В. Г. Карпов, Н. Н. Кецховели, Б. П. Колесников, Л. А. Куприянова, А. Л. Курсанов, Е. М. Лавренко, Ю. С. Насыров, Л. Е. Родин, О. А. Семихатова, Х. Х. Трасс, М. Х. Чайлахян, Н. В. Цицин, И. Д. Юркевич, М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

Резолюция
V делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества

На современном этапе коммунистического строительства в СССР, когда особенно важное значение приобрела проблема рационального использования и охраны природных ресурсов страны, роль ботаники в общем комплексе естественнонаучных дисциплин существенно возросла.

За период между IV и V делегатскими съездами советские ботаники, активно участвуя в претворении в жизнь решений XXIV съезда КПСС, добились значительных успехов в развитии многих разделов своей науки и во внедрении ее достижений в народное хозяйство. Стали более тесными связи между ботаническими учреждениями разных республик, краев и областей. Наблюдается дальнейшая активизация общественной деятельности ботаников.

Заслушав и обсудив отчет о деятельности ВБО за период с 1969 по 1973 г. и заключение Ревизионной комиссии, V делегатский съезд ВБО постановляет.

Одобрить деятельность Общества и его руководящих органов за отчетный период. Утвердить отчетный доклад ученого секретаря ВБО о деятельности ВБО с октября 1969 г. по сентябрь 1973 г.

Утвердить протокол Ревизионной комиссии за тот же срок. Особо отметить большую и плодотворную работу по руководству Обществом его президента Е. М. Лавренко.

Съезд с удовлетворением отмечает, что за последние 4 года число действительных членов Общества возросло более чем на 1500 человек и ко времени проведения Съезда превысило 6600 членов. Организовано семь новых отделений ВБО, и к июню 1973 г. их количество достигло 57. За отчетный период проведен ряд крупных всесоюзных совещаний по актуальным проблемам ботанической науки. Интенсивно развивается подготовка к XII Международному ботаническому конгрессу, который состоится в Ленинграде в 1975 г. Вместе с тем в работе Общества имеется немало нерешенных проблем.

V делегатский съезд рекомендует считать основой дальнейшей деятельности ВБО следующие положения.

I. Работа ВБО в целом

1. Считать первоочередной задачей руководящих органов и всех подразделений Общества тщательную подготовку к XII МБК. Всем республиканским обществам и отделениям, на территории которых будут проходить экскурсии, оказывать Оргкомитету всемерное содействие и поддержку в подготовке маршрутов и экскурсий, в обеспечении их квалифицированными гидами, в составлении путеводителей и т. п.

2. Поручить Совету ВБО выделить группу лиц, ответственных за расширение и укрепление международных связей советских ботаников.

3. Считать важнейшей задачей всех разделов ботанической науки научное обоснование многообразных и сложных проблем охраны и рационального использования растительного мира — важнейшего компонента биосферы.

В связи с этим следует:

а) обратить внимание научно-исследовательских учреждений ботанического профиля на необходимость укрепления существующих и создание новых структурных подразделений для разработки актуальных вопросов охраны растительного мира;

б) рекомендовать отделениям ВБО активизировать пропаганду среди населения вопросов охраны растительного мира;

в) поручить Президиуму ВБО ходатайствовать перед Министерством культуры СССР об открытии в каждом из краеведческих музеев Советского Союза отдела «Флора и растительность родного края и ее охрана». Образцом для них может служить Ботанический музей Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР.

4. Учитывая недостатки в преподавании ботаники в школах, поручить Президиуму ВБО разработать проект дополнения к программе девятого класса по биологии и ходатайствовать перед Министерством просвещения СССР о внесении в школьную программу соответствующих изменений.

5. Следующий съезд провести в 1978 г. Место его проведения уточнить на ближайших заседаниях Совета ВБО.

6. До 1 января 1975 года провести перерегистрацию членов Общества, возложив на председателей отделений и республиканских обществ ответственность за ее проведение.

II. Работа секций и отделений ВБО

Поручить вновь избранным руководящим органам Общества.

1. Организовать республиканские общества в Азербайджанской ССР и Казахской ССР, на территории которых функционируют несколько отделений.

2. Внести необходимые изменения в подразделение Центральной организации на секции и комиссии.

3. Шире использовать институт кураторов для оказания помощи отделениям.

III. Издательская деятельность ВБО

1. Ботанический журнал. Публиковать больше статей общетеоретического и обзорного характера. Организовать более широкую и регулярную информацию о ботанических работах за рубежом. Усилить раздел критики и библиографии. Открыть в журнале новый раздел «Охрана растительного мира».

Заслушивать на Совете ВБО отчеты редколлегии не реже одного раза в два года.

2. Другие издания ВБО. Считать задачей государственной важности издание к XII МБК «Красной книги СССР по высшим растениям». К Конгрессу также издать монографии Х. Х. Трасса «История геоботаники» и В. В. Скрипчинского «Фотопериодизм, его происхождение и эволюция». В связи с этим Съезд поручает Президиуму ВБО обратиться с ходатайством в Президиум АН СССР.

3. Поручить вновь избранным руководящим органам ВБО войти в Президиум АН СССР с ходатайством о предоставлении Обществу права изданий, минуя книжное издательство «Наука».

4. Принять меры к изданию в 1965 г. адресной книги действительных членов ВБО.

5. Усилить издание научно-популярной литературы по вопросам ботаники и охране растительного мира.

6. Считать целесообразным организацию нового академического журнала «Флора и растительность».

Съезд выражает большую благодарность Центральному Комитету КП Украины, Правительству УССР, Президиуму Академии наук УССР, Украинскому ботаническому обществу и коллективу Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР за предоставленную возможность провести V съезд в Киеве, ознакомиться с научной деятельностью украинских ботаников и совершить интересные ботанические экскурсии.

Решения секций и симпозиумов

Секция охраны растительного мира

В работе секции приняло участие 170 делегатов и гостей съезда. Заслушано 5 основных докладов и 17 научных сообщений, в обсуждении которых участвовало 14 человек.

Рассматривались разные стороны проблемы охраны растительного мира как составной части природоохранительной деятельности человеческого общества в эпоху научно-технической революции. Охрана растительного мира является главным и решающим звеном в системе природоохранительных мероприятий, имеющих конечной целью охрану биоты и защиту биосферы от загрязнения, разрушения и деградации. Значение охраны растительного мира определяется тем, что виды растений и растительные сообщества (фитоценозы) слагают структурный базис всех продуктивных экологических систем Земли, а основой всех экологических связей между организмами, включая человека, и всех энергетических процессов в биосфере является фотосинтезирующий растительный организм — первичный созидатель органического вещества. Растительный мир образует фундамент и каркасный блок биосферы, он — ее энергетический потенциал и цех питания. Кроме того, в последнее время растительный покров как компонент природных ландшафтов приобрел огромное рекреационное значение.

Соответственно этому и ботанической науке принадлежит выдающееся место в решении неотложной комплексной проблемы «Человек и биосфера». Поэтому для всех ботаников, независимо от их узкой специализации, активное и целеустремленное участие в теоретическом обосновании и практической разработке многочисленных разнородных вопросов охраны растительного мира является профессиональной обязанностью и гражданским долгом.

Из широкого круга вопросов охраны растительного мира Секция уделила наибольшее внимание вопросам охраны редких и исчезающих видов растений, генофонда растительных организмов, уникальных и эталонных фитоценозов и их зональных комплексов, имеющих, в частности, защитное, санитарно-гигиеническое и рекреационное значение. Для ряда территорий СССР, особенно для густонаселенных и индустриальных районов, характерен процесс значительного обеднения местных флор и разрушения естественного растительного покрова, сопровождающийся сокращением численности редких видов растений и гибелью многих ценных ботанических объектов. Обсуждена система мероприятий, способных сдержать этот процесс, и в перспективе даже устранить его. В нее включены принципы выделения редких и исчезающих ботанических объектов, их заповедания и сохранения (в том числе для критических случаев — в условиях ботанических садов и экспериментальных участков) с последующей репатриацией растений в природную обстановку. Заслуживают одобрения экспериментальные работы В. В. Скрипчинского с сотрудниками по воссозданию исчезающих лугово-степных и лесных зональных сообществ Северного Кавказа и Ставропольской возвышенности.

Признано, что охрана редких и исчезающих растений должна осуществляться через охрану мест их произрастания как экологического базиса заповедных территорий различного типа с изъятием их из хозяйственного использования. К первоочередным объектам охраны отнесены эндемичные и реликтовые растения, а также виды на границе их естественных ареалов; особое внимание рекомендовано уделить охране папоротникообразных и голосеменных — древнейших групп среди современных сосудистых растений, а также сохранению внутривидового разнообразия древесных, кустарниковых и травянистых растений; включать в число охраняемых ботанических объектов следует не только сосудистые растения, но также редкие и исчезающие виды споровых — грибов, лишайников, водорослей, печеночных и листостебельных мхов.

Секция констатирует, что заповедное дело, организация которого должна обеспечивать сохранение редких ботанических объектов, исключая отдельные союзные республики (Прибалтийские, Белоруссия), в СССР в целом находится в неудовлетворительном состоянии. Его современная постановка и отношение к нему со стороны планирующих организаций и ведомств не гарантируют сохранение для нужд общественного производства и будущих поколений людей всего разнообразия генофонда ценных видов растений и эталонных зональных комплексов естественного растительного покрова. Заповедное дело в СССР нуждается в коренной реорганизации: необходимо существенное расширение общей площади заповедных территорий всех типов и охват ими всех зональных комплексов растительности (а в ряде случаев и азональных), представленных на территории страны.

Особое внимание в работе Секции было уделено состоянию охраны болот в СССР и деятельности советской группы Телма, составляющей списки болотных массивов, требующих срочной охраны. Деятельность этой группы совместно с Секцией болотоведения ВБО заслуживает одобрения и расширения. Болота являются не только единственными местообитаниями клюквы и морошки, но и убежищами редких и исчезающих видов растений и животных. В ряде случаев они оказывают положительное влияние на водный баланс местности и являются резервуарами запасов чистой пресной воды. Поэтому их охрана является совершенно необходимой.

Другая группа докладов и сообщений, заслушанных на Секции, была посвящена новым актуальным для ботанической науки вопросам охраны растительного мира в условиях техногенных ландшафтов и формирования растительности при работах по оптимизации окружающей среды на урбанизированных территориях. Одобрены исследования, ведущиеся в этих направлениях ботаниками Прибалтийских союзных республик (Литва, Эстония), в Донбассе, на Урале и в других районах СССР. Рекомендовано всемерно развивать исследования, связанные с экологической оптимизацией техногенных и урбанизированных ландшафтов, с дальнейшей разработкой вопросов промышленной ботаники (индустриальной биогеоценологии) как нового перспективного раздела прикладной ботаники.

Секция рассмотрела вопрос об охране и рациональном использовании запасов дикорастущих лекарственных растений, размеры заготовок которых быстро возрастают, а сырьевая база столь же быстро истощается. Получила одобрение система организационно-хозяйственных и научно-исследовательских мероприятий по упорядочению использования запасов лекарственных растений, изложенных в докладе **А. И. Шретера** (ВИЛР, Московская область). Эта система основана на обобщении результатов долголетних исследовательских работ ботаников-ресурсоведов СССР и производственного опыта заготовительных организаций. Рекомендовано разрабатывать системы мероприятий подобного рода для других групп растительного сырья. В первую очередь это актуально для диких пищевых растений (ягодные, орехоплодные, грибы), состояние запасов которых вызывает тревогу из-за нерегламентированного и неограниченного сбора и заготовок их производственными организациями и населением, а также в связи с мелиоративными работами.

Обсудив доклады, научные сообщения и выступления по ним, Секция приняла нижеследующее постановление, рассматривая его как составную часть общего постановления Съезда.

1. Учитывая особо важную роль ботанических наук в создании научных основ защиты биосферы, считать важнейшей задачей ботаников СССР целеустремленную и активную разработку теоретических и прикладных вопросов, имеющих целью научное обоснование, моделирование и применение на практике наиболее эффективных способов охраны растительного мира и рационального использования растительных ресурсов. Каждый ботаник, независимо от его научной специализации и квалификации, может и должен найти свое место в этой работе и внести свой полезный вклад в общенародное дело охраны природы и ее ресурсов.

Рекомендовать всем отделениям Всесоюзного ботанического общества оказывать всемерное содействие развитию исследований по охране растительного мира на территориях, находящихся в зоне их деятельности.

2. Обратить внимание всех научно-исследовательских учреждений СССР ботанического профиля на необходимость расширения и активизации исследований в области разработки научных основ рационального использования и охраны растительного мира; следует укреплять существующие и создавать новые структурные подразделения и научные коллективы, специально занимающиеся этими вопросами. Просить Госкомитет по науке и технике Совета Министров СССР включить проблему «Охрана и рациональное использование растительного мира» в число важнейших научных проблем.

3. Рекомендовать всем ботаническим учреждениям СССР включать в план научно-исследовательских работ следующие первоочередные вопросы, связанные с охраной растительного мира:

а) инвентаризация (включая картирование) редких и исчезающих ботанических объектов (как отдельных видов, так и растительных сообществ), подлежащих охране в той или иной форме; желательна фиксация этих объектов на картах растительности и геоботанических картах (всех масштабов);

б) разработка режимов охраны для ботанических объектов разного типа и проектов охраны, заповедания и восстановления наиболее ценных из них, особенно в условиях техногенных и урбанизированных ландшафтов;

в) научно-экспериментальное обоснование методов восстановления в культуре и последующей репатриации в природную обстановку видов растений и уникальных биогеоценозов, представленных в природе маложизненными популяциями или фрагментарными сообществами;

г) разработка региональных биоэкономических систем мероприятий по рациональному использованию и восстановлению запасов дикорастущих полезных растений, в первую очередь пищевых и лекарственных;

д) изучение роли и места растительности, включая культурные посадки, в структуре оптимизируемых техногенных и урбанизированных ландшафтов;

е) исследования влияния стихийных бедствий (пожаров, ветровалов, буреломов, наводнений) на растительный покров и разработка мероприятий по борьбе с ними;

ж) разработка способов биологической рекультивации техногенных бесплодных ландшафтов всех типов;

з) исследование общественно полезных функций растительного покрова, в частности почвозащитных и водоохранных, санитарно-гигиенических, рекреационных и других;

е) составление долгосрочных прогнозов изменения состава и структуры растительного покрова в результате природообразующей деятельности различных отраслей общественного производства и населения; организация службы мониторинга — наблюдения и предупреждения изменений растительного покрова на различных пограничных уровнях — локальном, региональном, зональном.

4. Считать неотложной задачей составление региональных, республиканских и общесоюзного списков редких и исчезающих видов растений с указанием их естественных местонахождений и желательных мер охраны и защиты.

Поскольку многие вопросы охраны флоры и растительности (карантин, применение пестицидов и др.) требуют международного сотрудничества, полезно поддерживать научные связи с МСОП (Международным союзом охраны природы) и другими природоохранительными организациями и учреждениями.

5. Обратить особое внимание республиканских, краевых и областных ботанических садов на организацию отделов местной флоры.

6. Успех природоохранительной деятельности, помимо совершенствования законодательства и улучшения технологических процессов, используемых различными отраслями общественного производства, определяется также уровнем природоохранительной культуры населения. В связи с этим рекомендовать отделениям ВБО активизировать работу своих членов по пропаганде вопросов охраны растительного мира и соответствующему воспитанию населения путем чтения специальных лекций в вузах, техникумах, университетах природы и культуры, на различных курсах переподготовки учителей и других специалистов, в средней школе и т. п. Необходимо также увеличить публикацию статей в педагогической печати и научно-популярных работ по всем вопросам охраны растительного мира, а также определителей растений, атласов, ботанических путеводителей и т. д.

7. Просить редколлегию «Ботанического журнала» и журналов «Растительные ресурсы», «Лесоведение», «Экология», «Природа», «Наука и жизнь» и других периодических изданий, имеющих отношение к проблемам ботаники и охраны природы, более широко и целеустремленно освещать вопросы охраны растительного мира и защиты биосферы. Считать необходимым издание общедоступного всесоюзного журнала по вопросам охраны природы в СССР со специальным разделом «Охрана и рациональное использование растительного мира».

8. Для коренного улучшения дела охраны растительного мира СССР необходимы следующие мероприятия:

а) принятие общесоюзного закона о защите биосферы и охране ее растительного мира, подобного имеющимся законам об охране гидросферы (Закон об основах водного законодательства СССР), педосферы (Закон об основах земельного законодательства СССР), атмосферы от загрязнений (Закон об основах законодательства по здравоохранению);

б) создание авторитетного правительственного органа, способного полностью отвечать за постановку в стране охраны природы, за организацию заповедного дела на уровне, соответствующем нуждам социалистического общества в эпоху научно-технической революции;

в) существенное расширение сети государственных заповедников и охраняемых территорий иных типов (национальные парки, заповедные урочища-резерваты, памятники природы и т. п.) с целью создания единой заповедной системы; такая система, созданная на зонально-географической основе, сможет обеспечить сохранение всех зональных и региональных типов ландшафтов СССР, уникальных и эталонных биогеоценозов, генофонда редких, исчезающих и ценных видов растений и животных, а также зон отдыха;

г) укрепление научных отделов государственных заповедников и расширение их ботанической тематики, особенно по стационарному изучению растительного покрова, в том числе по программе «Человек и биосфера». Целесообразно наиболее репрезентативные заповедники включить в систему станций мониторинга, т. е. службы слежения за состоянием биосферы.

9. Учитывая крайне отрицательное влияние на растительный мир массового и бесконтрольного сбора декоративных растений, а также чрезмерного увеличения в некоторых лесных массивах численности диких копытных животных (лось, разные виды оленей), считать необходимым в законодательном порядке:

а) запретить продажу частным лицам инорайонных и местных видов дикорастущих декоративных растений и их цветов на улицах, площадях и рынках городов и строго регламентировать их заготовку (в том числе посадочного и семенного материала) в природных условиях;

б) прекратить массовую заготовку во всех лесах молодых растений (подрост) хвойных пород для продажи населению в качестве новогодних елок, поскольку в результате таких заготовок естественный лесовосстановительный процесс ежегодно парализуется на десятках тысяч га; рекомендовать производственным организациям выращивание новогодних елок в специально предназначенных для этой цели питомниках;

в) регулировать численность диких копытных животных в лесах, в том числе заповедных (например, в Крымском государственном охотничье-заповедном хозяйстве) и поддерживать численность копытных на уровне, который может быть обеспечен естественной кормовой базой.

10. Просить Госкомитет по лесному хозяйству Совета Министров СССР:

а) обязать Всесоюзное объединение «Леспроект» при проведении лесоустроительных работ выделять в каждом лесхозе или лесничестве эталонные насаждения основных типов леса, а также участки образцовых лесных культур в качестве заповедных урочищ с изъятием их запасов и площадей из расчетов при лесопользовании;

б) поручить лесным научно-исследовательским учреждениям разработать специальные инструкции по устройству и организации лесного хозяйства для лесов аридных зон (степной, полупустынной и пустынной), для лесов, криволесий и редколесий высокогорий; инструкции должны учитывать специфические природные свойства этих типов лесных массивов и их особо важные защитные функции по отношению к окружающей среде.

11. Просить Министерство просвещения СССР включить в программу курса биологии средней школы особый раздел по охране природы.

12. Просить Министерство высшего и среднего специального образования СССР рассмотреть и решить следующие вопросы:

а) подготовка высококвалифицированных кадров преподавателей для чтения лекций по охране природы в вузах и техникумах с учетом их специализации (курсы переподготовки и подготовки, аспирантура и т. п.);

б) массовая подготовка специалистов по разным аспектам охраны природы и ее ресурсов для нужд общественного производства, в том числе специалистов по охране растительного мира;

в) расширение и углубление научно-исследовательской работы высшей школы по вопросам охраны растительного мира и защиты биосферы (создание специализированных кафедр и проблемных лабораторий, аспирантура и т. п.).

13. Придавая особое значение сохранению и изучению редких и исчезающих видов растений путем введения их в культуру и выращивания в ботанических садах, считать желательным проведение пленума Совета ботанических садов СССР, специально посвященного обсуждению всего комплекса этих вопросов.

14. Просить редколлегию «Ботанического журнала» и журнала «Растительные ресурсы» посвящать отдельные выпуски журналов вопросам охраны растительного мира с публикацией основных докладов и сообщений, заслушанных на заседаниях секций.

Кроме того, Секция постановила:

а) рекомендовать кафедрам ботаники всех вузов свести до минимума сбор студентами гербариев и строго контролировать видовой состав гербаризируемого материала с целью предотвращения и истребления редких и ценных растений;

б) выражая озабоченность состоянием арчевых лесов в республиках Средней Азии, вырубаемых на топливо местным населением, Секция предлагает обратить внимание ботанической общественности и правительственных органов Туркмении, Узбекистана, Таджикистана, Казахстана и Киргизии на необходимость принятия экстренных мер для сохранения этих лесов и упорядочения в них лесного хозяйства;

в) Секция выражает озабоченность в связи с состоянием заповедных степных участков на территории «Аскания-Нова» и отсутствием прогресса в этом вопросе и поддерживает предложение ботанических учреждений и организаций Украины о передаче их в систему Академии наук УССР;

г) отмечена настоятельная необходимость охраны криволесий горной сосны, зеленой ольхи и можжевельника, имеющих важное водоохранное значение в высокогорьях Карпат, и расширения их площади путем закультивирования участков, ранее занятых ими; просить Министерство лесной и деревообрабатывающей промышленности Украинской ССР, в ведении которого находится Карпатский государственный заповедник, создать дирекцию и утвердить штат заповедника.

Симпозиум «Корень — структура и функции»

Секция физиологии растений V съезда ВБО отмечает, что в период между IV и V съездами значительно расширились и углубились исследования в области структуры, физиологии и биохимии корня растений. Тематика этих направлений предусмотрена в планах научно-исследовательских работ ряда учреждений Академии наук СССР и союзных республик.

Секция считает, что в дальнейших исследованиях внимание фитофизиологов, анатомов, цитологов и биохимиков должно быть обращено в первую очередь на изучение следующих вопросов:

1) механизм поступления воды и ионов в клетки корня;

2) механизмы, управляющие подачей ионов с пасокой;

3) связь поступления воды и ионов с метаболизмом;

4) движущие силы подачи пасоки;

5) передвижение с пасокой физиологически активных веществ и их роль в процессах роста надземной части растения;

6) механические свойства корня, его роль в поддержании надземных органов в вертикальном положении;

7) взаимодействие корневой системы и надземных органов, т. е. изучение организма как целостной системы;

8) механизмы выделительной функции корней; здесь имеется в виду значение корневых выделений: а) в процессах обменной адсорбции при поступлении питательных веществ, б) во взаимоотношениях растения с сопутствующими организмами (иммунитет и аллелопатия), в) в растворении минералов и в почвообразовательном процессе;

9) изучение метаболических систем и путей, а не отдельных случайно выбираемых ферментов и других веществ;

10) определение количественных параметров основных метаболических систем, позволяющих сопоставлять их потенциальную и реальную активность;

11) изучение дифференциальной активности ионов в растущем корне, синтеза фазоспецифичных белков, изменений в спектре изоферментов, механизмов, регулирующих скорость синтеза и обновления белков и РНК;

12) изучение метаболитной регуляции по крайней мере на тех системах, регуляторные механизмы которых уже изучены биохимиками животных (гликолиз, глюкогенез, цикл трикарбоновых кислот, синтез аминокислот);

13) анатомия и морфология корневых систем;

14) цитологическая характеристика тканей корня.

Секция считает, что для выполнения этих задач необходимо рекомендовать ботаническим учреждениям страны создавать специализированные лаборатории и группы по изучению структуры и внутренней организации деятельности корня.

В программе следующего съезда ВБО целесообразно предусмотреть симпозиум по физиологии и цитологии корня.

Симпозиум «Биосистематика и эволюция высших растений»

Участники симпозиума отмечают, что за годы, прошедшие после IV съезда ВБО, биосистематические исследования несколько расширились. Однако они по-прежнему сосредоточены лишь в немногих научных центрах нашей страны (Тбилиси, Харьков, Ленинград). В ботанических учреждениях республиканских академий разработке вопросов биосистематики уделяется еще мало внимания. Первые шаги в этом направлении предпринимаются в ботанических учреждениях Киева, Еревана, Свердловска, Кишинева и в некоторых других местах.

Учитывая сложившееся положение, симпозиум постановляет: считать целесообразным дальнейшую углубленную разработку вопросов биосистематики и эволюции высших растений; рекомендовать научно-исследовательским ботаническим учреждениям развивать комплексные биосистематические исследования; шире внедрять в систематику математические и биохимические методы исследований.

Одобрить инициативу Института ботаники АН УССР, планирующего в ближайшем будущем развертывание биосистематических исследований.

Симпозиум «Вопросы изучения флоры высших растений»

На современном этапе развития ботаники флористика — это фундаментальная наука, от которой во многом зависит успех комплексного изучения биосферы и ее компонентов, точность научных прогнозов последствий воздействия хозяйственной деятельности человека на окружающую среду. Между тем флора нашей страны исследована весьма неравномерно и в целом совершенно недостаточно, что особенно нетерпимо потому, что она подвергается изменениям.

На современном этапе особое значение приобретают углубленные региональные флористические исследования как основа для широких теоретических обобщений и рационального использования потенциала растительного покрова.

Для дальнейшего развития флористики и повышения эффективной отдачи этой научной дисциплины необходимо:

1) включение флористических исследований в число важнейших тем, подлежащих разработке в ботанических учреждениях страны;

2) решительное улучшение постановки гербарного дела — создание государственной сети Гербариев СССР, обеспечение их материально-технической базой, отвечающей современным требованиям, резкое увеличение штатного персонала, как научного, так и технического;

3) расширение и улучшение подготовки кадров флористов и систематиков университетами, а также через аспирантуру и систему повышения квалификации;

4) организация планомерного флористического переисследования широким фронтом территории СССР, в том числе безотлагательного исследования флор заповедников и охраняемых территорий;

5) усиление внимания к монографическим обработкам особо трудных и критических в систематическом отношении таксонов;

6) расширение, организационное совершенствование и качественное улучшение работы по созданию региональных флор и определителей растений и переизданию лучших отечественных руководств;

7) необходимо поддержать инициативу ботаников Северного Кавказа по изданию «Флоры Северного Кавказа», просить Министерство высшего и среднего специального образования СССР оказать этому начинанию всяческое содействие и организовать на Северном Кавказе проблемную лабораторию по изучению его флоры;

8) отметить особую важность издания ботаниками Института ботаники АН УзССР «Определителя растений Средней Азии», просить Отделение биологических наук АН УзССР всячески содействовать коллективу авторов;

9) поддержать издание подготовленного к печати сотрудниками Ставропольского НИИОХ и членами Ставропольского отделения ВБО «Определителя растений Ставропольского края»; просить Министерство сельского хозяйства РСФСР оказать необходимую помощь для его быстрейшего опубликования.

Симпозиум «Применение математических методов в геоботанике»

Участники симпозиума отмечают, что за последние годы значительно расширился круг геоботаников, применяющих в своей работе математические методы. Однако уровень математической подготовки большинства геоботаников по-прежнему остается невысоким, что мешает развитию количественной геоботаники в нашей стране. В связи с этим участники симпозиума считают необходимым:

1) расширить издание методических руководств и обзорных статей по количественной геоботанике;

2) организовывать регулярные совещания, семинары и школы.

Симпозиум «Актуальные вопросы изучения продуктивности фитоценозов»

Настоящий симпозиум преследовал цель обсудить преимущественно новые, не публиковавшиеся и не докладывавшиеся ранее работы по Международной биологической программе (МБП).

На заседаниях были прочитаны и обсуждены 6 докладов и 25 кратких сообщений.

Участниками симпозиума было подчеркнуто, что исследования по МБП в нашей стране развернуты чрезвычайно широко. Более 70 биологических станций и стационаров в разных растительных зонах охватили изучением свыше 350 наиболее распространенных фитоценозов; ряд станций объединил большие коллективы различных специалистов и осуществил глубокие комплексные биогеоценологические исследования.

Симпозиум считает целесообразным:

1) дальнейшее расширение исследований по биологической продуктивности ценозов разных зон на основе комплексных биогеоценологических программ, обеспечивающих получение материалов для математического моделирования и прогнозирования изменений под влиянием деятельности человека;

2) организацию и осуществление дальнейших методических разработок по определению параметров, характеризующих различные аспекты биологической продуктивности;

3) рекомендовать всем исследователям придерживаться единой терминологии по биологической продуктивности и общих единиц измерения, принятых на совещании «Очередные задачи биогеоценологии и итоги работ биогеоценологических стационаров» (1971 г., г. Ленинград) и опубликованных в Резолюции совещания (Бот. ж., 1972, 7);

4) просить Совет и Президиум ВБО содействовать публикации колоссальной информации, собранной за годы исследований по планам МБП.

Симпозиум «Актуальные вопросы микологии»

В работе симпозиума участвовало 75 человек. Были заслушаны и обсуждены 16 докладов, посвященных актуальным вопросам микологии: систематике, физиологии и цитологии, различным методам исследований в области систематики, применению международной ботанической номенклатуры в трудах микологов и фитопатологов, взаимоотношениям грибов с другими организмами в экосистемах.

Симпозиум считает, что в ближайший период микологи Советского Союза должны усилить и углубить исследования в следующих направлениях:

1) изучение флоры и систематики грибов с применением различных методов исследований;

2) исследование филогении и эволюции грибов;

3) изучение грибов как компонентов растительного покрова.

В связи с поставленными задачами необходимо: а) издание общесоюзных и региональных определителей, флор, монографий и пособий по отдельным группам грибов — систематическим, экологическим и имеющим промышленное значение; издание учебников и методических сводок; б) расширение объема журнала «Микология и фитопатология»; в) усиление работы по популяризации научных и практических достижений микологии (издание брошюр, плакатов, листовок и т. д.); г) усиление работ, имеющих целью расширение, надлежащее оформление и хранение гербариев грибов; д) расширение подготовки и использования кадров микологов; е) проведение семинаров, посвященных наиболее важным вопросам микологии, в том числе международной ботанической номенклатуре; ж) усиление связей микологов в нашей стране и международных связей.

Симпозиум «Актуальные вопросы лихенологии»

Заслушав и обсудив доклады Х. Х. Трасса, М. Ф. Макаревич и О. Б. Блюма, а также выступления Ш. О. Бархалова, Л. Г. Бязрова, Е. А. Вайнштейн и С. Э. Лийв, симпозиум отмечает, что интерес к лишайникам и лихенологии в последнее время заметно возрос. Это связано отчасти с новыми возможностями и перспективами практического применения лишайников, а также новыми аспектами и теоретическими вопросами изучения сущности лишайников. Все большее внимание начинают приобретать такие проблемы, как физиология, хемотаксономия, ареалогия, экология, ценология и биология лишайников. Составляются «Определители» и «Флоры», монографии по отдельным семействам и родам.

Несколько оживилась лихенологическая исследовательская работа в СССР. Кое-где появились новые лихенологические кадры, изучаются некоторые актуальные вопросы лихенологии (физиология лишайников, их роль в различных биогеоценозах, лихенометрия и лихеноценология, стимулирование роста кормовых лишайников и т. п.), составляется многотомный «Определитель лишайников СССР».

Следует, однако, отметить, что изучение лишайников в нашей стране поставлено еще не вполне удовлетворительно:

1) плохо обстоит дело с лихенологическими кадрами; в трех республиках (Киргизия, Молдавия, Армения) нет ни одного лихенолога, в остальных республиках работает, как правило, не более одного-трех специалистов;

2) несмотря на то что территория нашей огромной страны весьма богата видами лишайников, лихенофлора многих крупных областей изучена очень слабо (Средняя Азия, Крайний Север, Дальний Восток и др.);

3) неудовлетворительно обстоит дело с координацией лихенологических работ; изучение лихенофлоры происходит в основном стихийно, непланомерно;

4) еще недостаточно развиваются такие проблемы и разделы лихенологии, как лихеногеография, биохимия и хемотаксономия, экспериментально-лихенологические исследования и изучение взаимоотношений биокомпонентов в лишайнике, изучение антибиотических свойств лишайниковых веществ и др.

Исходя из сказанного, симпозиум считает необходимым:

а) расширить и углубить лихенологические исследования в различных направлениях: в области систематики и флористики, физиологии, биохимии, хемотаксономии, экологии, ареалогии, ценологии, изучения взаимоотношений биокомпонентов в лишайнике и т. д.; следует усилить изучение распространения лишайников на малоизученных в лихенологическом отношении территориях СССР с обязательным картированием результатов исследований;

б) уделить внимание планомерной подготовке лихенологических кадров, в первую очередь для научных центров неевропейских территорий страны;

в) возбудить ходатайство перед Президиумом ВБО об учреждении организационного центра типа секции (или комиссии) лихенологии при ВБО;

г) созвать всесоюзную лихенологическую конференцию (желательно в конце 1974 г.) с привлечением специалистов по другим дисциплинам, заинтересованных в проблемах лихенологии (альгологи, микологи, биохимики, специалисты, изучающие проблемы симбиоза, фитогеографии и др.);

д) принять участие в подготовке и проведении 100-летия со дня рождения А. А. Еленкина;

е) поддержать инициативу ряда научных учреждений и организаций (Институт ботаники АН УССР, Общество естествоиспытателей Академии наук Эстонской ССР и др.) по изданию сборников и непериодических изданий, освещающих результаты изучения низших растений;

ж) обратиться в Ботанический институт АН СССР с просьбой создать условия для продолжения издания эксикатов «Lichenotheca Rossica», которое осуществлялось под руководством В. П. Савича.

Протокол ревизионной комиссии о деятельности Всесоюзного ботанического общества за период между IV и V съездами ВБО

(октябрь 1969 г. —сентябрь 1973 г.)

Ревизионная комиссия Всесоюзного ботанического общества регулярно проверяла деятельность Общества по выполнению Устава и резолюции предыдущего делегатского съезда ВБО. Результаты проверки обсуждались на годичных отчетных собраниях

Общества и заседаниях Президиума ВБО. Члены Ревизионной комиссии принимали участие в ряде заседаний Совета и Президиума Общества, ознакомились с делопроизводством (протоколами заседаний Совета и Президиума Общества, финансовыми документами, с годовыми отчетами, перепиской с отделениями, а также с отчетом ученого секретаря ВБО В. А. Алексеева за период с 1969 по 1973 г. (опубликованным в № 7 Бот. журнала за 1973 г.).

За прошедшие между IV и V съездами годы ботаническая общественность, как и вся наша страна, торжественно отметила несколько юбилейных дат. В 1970 г. Центральная организация, республиканские ботанические общества и отделения ВБО провели торжественные заседания и сессии, посвященные 100-летию со дня рождения В. И. Ленина. В прочитанных докладах отмечалась великая организующая роль ленинских идей в развитии ботанической науки и в деле охраны природы. В 1972 г. отмечалось 50-летие Советского Союза как многонационального государства, подводились итоги национальной политики в развитии науки. Юбилейной дате были посвящены многие заседания отделений Общества, констатировавшие большие успехи в развитии ботанических исследований в союзных республиках и быстрый рост национальных кадров ботаников. В настоящее время во всех союзных и многих автономных республиках созданы отделения ВБО, а в Белоруссии, Грузии, Литве и Украине имеются республиканские ботанические общества, являющиеся филиалами ВБО.

С 1969 по 1973 г. количество отделений ВБО увеличилось с 49 до 57. Количество членов Общества возросло с 5104 до 6608 человек.

За отчетный период ВБО организовало или участвовало в организации 21 всесоюзного совещания по актуальным вопросам ботаники. Крупным событием стал V съезд Украинского ботанического общества, состоявшийся в сентябре 1972 г. в Ужгороде.

О работе Совета и Президиума ВБО

За отчетный период Совет и Президиум Общества несколько раз обсуждали вопросы, связанные с подготовкой к XII Международному ботаническому конгрессу в Ленинграде в 1975 г., а также другие вопросы. Была создана рабочая группа, а затем и Оргкомитет конгресса, который развернул энергичную деятельность. В Оргкомитете XII Международного конгресса работают многие члены Президиума ВБО: А. Л. Тахтаджян, Е. М. Лавренко, О. В. Заленский, А. А. Яценко-Хмелевский Л. Е. Родин, П. М. Жуковский и др.

Президиум ВБО под руководством президента Е. М. Лавренко регулярно обсуждал организационные вопросы, связанные с деятельностью Общества, его секций, комиссий и отделений. Между членами Президиума были четко распределены обязанности, в частности, по кураторству над отделениями. В 1970—1972 гг. ряд членов Президиума посетил и ознакомился с деятельностью отделений Общества: В. Д. Александрова — с Ростовским отделением, М. М. Голлербах — с Кировским, Е. Г. Бобров — со Свердловским, Дальневосточным, Иркутским, В. А. Алексеев — с Кабардино-Балкарским, Чечено-Ингушским, Центрально-Кавказским, Дагестанским, Северо-Казахстанским, Казахстанским, А. А. Яценко-Хмелевский — с Эстонским и Иркутским, М. С. Яковлев — с Московским отделением. Однако многие кураторы не выезжали в отделения.

Совершенно недостаточно заслушивались на Президиуме Общества отчеты председателей отделений. Всего за 4 года были заслушаны отчеты руководителей 3 отделений: Горьковского, Чечено-Ингушского и Ставропольского. Президиум уделял большое внимание работе секций и комиссий, много раз обсуждал отчеты их председателей.

Большое значение в работе Президиума ВБО имеет деятельность ученого секретаря. Решением от 30 марта 1971 г. Совет ВБО освободил Г. Б. Гортинского от обязанностей ученого секретаря и избрал на этот пост В. А. Алексеева, который успешно руководит текущей научной и организационной деятельностью Общества.

В связи со сложными и разнообразными обязанностями ученого секретаря ВБО следовало бы обсудить вопрос о выборе ученого секретаря для Центральной организации (Ленинградского отделения).

О работе секций и комиссий

За отчетный период в Центральной организации ВБО организованы 3 новые комиссии: математической геоботаники, номенклатурная и Комиссия по культуре изолированных клеток, тканей и органов высших растений. Ревизионная комиссия с сожалением констатирует, что в этот период прекратила свою деятельность Секция цитологии и генетики.

Из функционирующих 11 секций и 11 комиссий Центральной организации ВБО большинство работало активно, особенно Секция физиологии и биохимии растений (предс. И. Н. Коновалов, уч. секр. О. А. Семихатова), флоры и растительности (предс. И. Т. Васильченко, уч. секр. Л. И. Васильева), Секция болотоведения и Комиссия по исследованию растительности высокогорий (предс. А. И. Толмачев, уч. секр. Л. И. Иванина). Особо следует отметить хорошую, очень активную работу Секции болотоведения (предс. М. С. Боч, уч. секр. Т. К. Юрковская), ставшей настоящим центром координации болотоведческих работ во всесоюзном масштабе.

Некоторые секции и комиссии значительно снизили уровень и активность своей работы, а именно Секция палеоботаники Научно-педагогическая секция, Комиссия по истории флоры и растительности и Комиссия по просмотру учебников и учебных пособий для вузов. Деятельность их была нерегулярной, за отчетный период они провели лишь по нескольку заседаний.

Совету и Президиуму ВБО необходимо рассмотреть вопрос о целесообразности объединения Научно-педагогической секции и Комиссии по просмотру учебников и учебных пособий для вузов, а также о присоединении Секции палеоботаники к Комиссии по истории флоры и растительности.

Ревизионная комиссия с удовлетворением отмечает, что многие секции и комиссии не ограничивают свою деятельность проведением научных заседаний — в практику их работы все шире входят более широкие общественные мероприятия, именно: проведение всесоюзных совещаний и конференций по актуальным вопросам (Секции болотоведения, флоры и растительности, Комиссии по исследованию растительности высокогорий, по классификации растительности, по математической геоботанике), проведение экскурсий (Секция болотоведения, Комиссия по исследованию растительности высокогорий) и др.

Особенно следует приветствовать и поощрять формы активного общественного влияния на административные органы (министерства, ведомства) в целях наиболее рационального использования и охраны природы — обсуждение и критический анализ проектов законодательства СССР и союзных республик о рациональном использовании и охране природных ресурсов (Секция лесоведения и дендрологии), участие в организации новых заповедников и борьба за соблюдение заповедного режима в существующих (Комиссия по охране растительности, Секция флоры и растительности, Секция болотоведения) и т. д. В ряде случаев деятельность таких комиссий, как Комиссия по охране растительности, не может ограничиваться проведением совещаний, а должна сопровождаться составлением соответствующих документов для представления в советские органы. Такого рода работа проводится еще совершенно недостаточно.

В целом работа секций и комиссий проходила успешно. На заседаниях секций часто выступали иногородние члены Общества; таким образом обеспечивалась взаимная информация о работе членов Общества по вопросам, касающимся той или иной секции или комиссии.

Деятельность республиканских обществ и отделений ВБО

В настоящее время ВБО состоит из Центральной организации, 4 республиканских обществ (Белорусского, Грузинского, Литовского и Украинского) и 52 отделений Общества в союзных и автономных республиках и городах РСФСР. За отчетный период было организовано 7 новых отделений (Волгоградское, Калининградское, Магаданское, Мордовское, Омское, Ульяновское и Хабаровское).

Как важное явление в жизни ВБО Ревизионная комиссия отмечает значительное увеличение числа членов-коллективов Общества.

Ревизионная комиссия считает, что Президиуму и Совету ВБО необходимо рассмотреть вопрос об объединении некоторых отделений Общества, а именно Украинского ботанического общества и Харьковского отделения ВБО, Азербайджанского и Кировобадского, Северо-Казахстанского и Казахстанского отделений.

Ревизионная комиссия констатирует, что деятельность большинства обществ и отделений за отчетный период активизировалась. Отделения ВБО проводят большую научную, научно-просветительную и пропагандистскую работу, активно участвуют в природоохранной работе, осуществляют большую издательскую деятельность. За отчетный период особенно активной была деятельность Белорусского, Украинского и Литовского обществ, Свердловского, Северо-Казахстанского, Ставропольского, Эстонского и Якутского отделений. Однако некоторые отделения (Кировабадское, Кольское, Красноярское) не в полной мере используют возможности ботанических кадров своих регионов. Обществами и отделениями организован и проведен ряд крупных всесоюзных совещаний и конференций: Всесоюзное совещание по изучению взаимоотношений растений в фитоценозах, Всесоюзное совещание «Водный обмен растений как элемент круговорота вещества и энергии в основных типах растительности Советского Союза», Всесоюзная научная конференция по динамике растительности в связи с мелиорацией, Межвузовская конференция «Методы изучения и практического использования почвенных водорослей» и др.

В деятельности республиканских обществ и отделений за отчетный период усилился аспект охраны природы, ведется активная работа по организации новых заповедников и улучшению научно-исследовательской работы в существующих заповедниках, ежегодно читаются тысячи лекций для населения, учащихся и преподавателей школ о рациональном использовании и охране природных ресурсов.

На заседаниях республиканских обществ и отделений заслушиваются и обсуждаются доклады по наиболее актуальным проблемам ботаники. Многие действительные члены ВБО выступили с такими докладами на международных совещаниях и на конференциях.

Следует отметить, что Азербайджанское, Армянское, Московское, Горьковское, Воронежское, Кабардино-Балкарское и Киргизское отделения нерегулярно представляют отчеты о результатах своей деятельности. В некоторых отделениях не налажен должный учет членов ВБО (в Армянском, Московском, Харьковском, Азербайджанском, Красноярском).

Издательская деятельность

Редакция «Ботанического журнала» учла критические замечания, высказанные на предыдущем съезде, о желательности более регулярной информации о деятельности отделений, работе ботанических институтов, о совещаниях, симпозиумах. Такие информационные статьи стали появляться чаще. Недостаточно освещается проведение ботанических совещаний за рубежом. Мало рецензий и обзорных статей по зарубежной литературе. Недостаточно публикуются статьи широкого теоретического профиля. Почти полностью отсутствуют дискуссионные статьи.

В целом «Ботанический журнал» дает довольно полную информацию о научных достижениях многих разделов ботанической науки. Следует выразить большую благодарность редакции «Ботанического журнала» и особенно главному редактору акад. Е. М. Лавренко, его заместителям Б. Н. Норину и М. С. Яковлеву, секретарю редакции Г. Г. Левину, уделяющим много внимания и сил печатному органу ВБО.

За отчетный период Ботаническим обществом и его отделениями опубликовано 60 сборников, общим объемом более 600 печатных листов, в значительной мере отражающих развитие современной ботаники. Сюда входят материалы научных совещаний, труды отделений Общества, переиздаваемые избранные труды выдающихся ботаников. По своему содержанию и значимости в развитии ботанической науки опубликованные работы неравноценны. В дальнейшем следует обратить больше внимания на предварительное рецензирование работ и улучшение их редактирования.

Ознакомившись со сметами, финансовыми годовыми отчетами и денежными документами, Ревизионная комиссия констатирует правильность бухгалтерского учета и финансовой документации.

Вместе с тем, Ревизионная комиссия отмечает, что план сбора членских взносов не всегда выполняется полностью, что отчисления от отделений поступают нерегулярно. Последнее происходит отчасти потому, что в Уставе Общества нечетко сформулировано положение об отчислениях. Надо отметить, что ежегодные дотации Центральной организации ВБО отделениям на публикацию сборников, организацию совещаний, экскурсий и командировки не смогут быть увеличены, если отчисления из доходов отделений не будут регулярными и стабильными.

Ревизионная комиссия считает целесообразным внести ряд предложений с целью дальнейшего улучшения работы ВБО.

1. Совету Общества необходимо иметь перспективный план развития ВБО. Надо, в частности, предусмотреть увеличение числа отделений, особенно в городах с новыми университетами и исследовательскими институтами, в которых проводятся ботанические исследования (Сыктывкар, Калинин, Барнаул, Архангельск и др.).
2. В Уставе следует более четко определить структуру Общества, в частности, подразделение на группы, секции и комиссии в республиканских обществах.
3. Целесообразно поставить вопрос об организации республиканских обществ в республиках, где есть несколько территориальных отделений или секций (в Казахской ССР и Азербайджанской ССР).
4. Следует лучше наладить отчетность филиалов и отделений Совету Общества (она должна стать регулярной и выполняться по единой схеме).
5. Кроме поездок членов Совета и Президиума ВБО в отделения для содействия улучшению их работы, рекомендовать чаще заслушивать отчеты председателей отделений на заседаниях Президиума, в первую очередь председателей отделений, ослабивших в последнее время свою работу (Красноярское, Узбекистанское, Московское, Кольское и др.).
6. Президиуму Совета Общества необходимо обратить внимание и принять меры для расширения актива за счет привлечения рядовых членов Общества.
7. Для увеличения фонда финансовой помощи отделениям, для издания трудов, организации совещаний и экскурсий и научных командировок необходимо наладить регулярные (годовые) отчисления из доходов отделений в распоряжение Президиума ВБО, в Уставе Общества следует указать размеры отчислений.
8. Новому Совету ВБО при распределении обязанностей надо выделить особую группу, ответственную за расширение и укрепление международных связей советских ботаников.
9. В оставшееся время до XII Международного ботанического конгресса, который состоится в 1975 году, обратить особое внимание на тщательную его подготовку. Всем отделениям, на территории которых будут проходить экскурсии, следует оказывать Оргкомитету МБК всемерное содействие.
10. «Ботанический журнал» должен продолжать публикацию регулярной информации о работе научных совещаний не только в пределах Советского Союза, но и за рубежом, больше публиковать рецензий и обзоров зарубежной литературы, статей широкого теоретического плана и дискуссионного характера.
11. Следует провести перерегистрацию всех членов Общества до 1 января 1975 года.

Председатель Ревизионной комиссии: *И. Х. Блюменталь.*
Члены комиссии: *З. Г. Беспалова, З. В. Карамышева, Б. Н. Норин, М. Я. Школьник.*

Vol. LIX *№ 3*

March, 1974

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

V. E. Petrov, N. Kh. Seifullina, S. R. Bairasheva and **N. L. Loseva.** Energetics of assimilating cells and photosynthesis. I. On the relation between energy and gas exchange in photosynthesizing plants. The effect of temperature . . . 321

Yu. N. Neshataev and **V. G. Plavnikov.** The phytocoenological, florogenetic, biological and ecological analysis of specific composition of vascular plants in Middle-Russian forest-steppe oak forests (phytocoenology, florogenesis, biology, ecology) 332

I. T. Vassilczenko and **L. I. Vassilyeva.** The basic features of the plant cover of the mountain massif Chodzha-Pirjah western part (Western Hissar range) 342

V. N. Savin and **T. K. Kashina.** The effect of acute gamma-irradiation of a whole plant on leaves of different levels 354

NEW TAXA 366

Cz. Sanczir. New mongolian astragals. (366). — **V. M. Prima.** Two new species from the Caucasus. (369). — **M. G. Pimenov.** Two new species of the *Seseli* L. genus from Tien-Shan. (371). — **V. N. Gladkova.** New species of the genus *Ajuga* from Crimea. (374).

REPORTS 377

T. V. Gerasimenko and **L. I. Kitsing.** The dependence of photosynthesis in some Wrangel island plants on illumination intensity. (377). — **G. V. Shvedchikov.** On ecology of plant communities with *Arctophila fulva* of Kolyma river mouth. (386). — **V. I. Trifonova.** On the discovery of *Consolida glandulosa* (Boiss. et Huet) Bornm. in Armenian S.S.R. (394). — **V. S. Chupov.** The materials on the geography of chromsome numbers in genera *Anemone* L., *Pulsatilla* Mill. and *Hepatica* Mill. (398). — **N. D. Agapova.** Comparative karyological characteristics of three species of the genus *Ornithogalum* L. (406). — **D. Kh. Yukhananov.** Taxonomic relations of genera *Acanthophyllum* C. A. Mey. and *Allochrusa* Bunge. (414). — **I. E. Kamentseva.** Thermostability of cells and some proteins in spring and summer leaves of *Pulmonaria obscura* Dumort. (417). — **E. E. Gogina.** On the find of *Euphorbia dentata* Michx. in the Northern Caucasus. (422). — **G. I. Ponomarchuk.** On the distribution in the Far East of two rare species: *Polygonatum desoulavyi* Kom. and (*Liliaceae*) *Codonopsis pilosula* (Franch.) Nannf. (*Campanulaceae*). (423). — **F. A. Chepik.** Peculiarities of formation and structure of replaive shoots in *Pinus sylvestris* L. (426). — **S. A. Mamaev** and **Z. D. Zaitseva.** Variability of *Trollius europaeus* L. morphological characters in the Urals after its introduction into culture. (433). — **T. V. Shulkina.** Morphology of seedlings in some representatives of the genus *Campanula* L. in the U.S.S.R. flora. (439).

REVIEWS 448

I. S. Kozhina. (A review). Phytochemical ecology. Proceedings of the Phytochemical society symposium. 1972. (448).

THE HISTORY OF SCIENCE 451

A. M. Chernicov and **O. A. Pidotti.** The journey of the botanist I. I. Redovsky into Yakutia and to the Sea of Okhotsk in 1806—1807. (Towards the 200th anniversary of birth). (451).

CHRONICLE 458

V. P. Botchantsev. Professor Paul Aellen (1896—1973). (458).

IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY 459

V. A. Alekseev. The V delegate congress of the All-Union botanical society. The resolution of the V delegate congress of the All-Union botanical society. The decisions of symposia of the congress. The resolution of the Inspecting committee on the activity of the All-Union botanical society through the period between the IV and the V delegate congresses of the All-Union botanical society. (459).

1 р. 50 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

В. Е. Петров, Н. Х. Сейфуллина, С. Р. Байрашева, Н. Л. Лосева. Энергетика ассимилирующих клеток и фотосинтез. I. О соотношении между энерго- и газообменом в фотосинтезирующих растениях. Влияние температуры 321

Ю. Н. Нешатаев и В. Г. Плавников. Фитоценологический, флорогенетический, биологический, экологический анализ видового состава сосудистых растений среднерусских лесостепных дубрав 332

И. Т. Васильченко и Л. И. Васильева. Основные черты растительного покрова западной части горного массива Ходжа-Пирьях (Западный Гиссар) . . . 342

В. П. Савин и Т. К. Кашина. Действие однократного гамма-облучения целого растения на листья разных ярусов 354

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 366

Ч. Санчир. Новые монгольские астрагалы. (366). — **В. М. Прима.** Два новых вида с Кавказа. (369). — **М. Г. Пименов.** Два новых вида рода *Seseli* L. из Тянь-Шаня. (371). — **В. Н. Гладкова.** Новый вид рода *Ajuga* из Крыма. (374).

СООБЩЕНИЯ 377

Т. В. Герасименко и Л. И. Китсинг. Зависимость фотосинтеза некоторых растений острова Врангеля от интенсивности освещения. (377). — **Г. В. Шведчиков.** К экологии растительных сообществ с *Arctophila fulva* в низовьях реки Колымы. (386). — **В. И. Трифонова.** О находке *Consolida glandulosa* (Boiss. et Huet) Bornm. в Армянской ССР. (394). — **В. С. Чупов.** Материалы к географии чисел хромосом в родах *Anemone* L., *Pulsatilla* Mill. и *Hepatica* Mill. (398). — **Н. Д. Агапова.** Сравнительно-кариологическая характеристика трех видов рода *Ornithogalum* L. (406). — **Д. Х. Юхананов.** Систематические отношения родов *Acanthophyllum* C. A. Mey. и *Allochrusa* Bunge. (414). — **И. Е. Каменцева.** Теплоустойчивость клеток и некоторых белков весенних и летних листьев *Pulmonaria obscura* Dumort. (417). — **Е. Е. Гогина.** О находке американского молочая (*Euphorbia dentata* Michx.) на Северном Кавказе. (422). — **Г. И. Пономарчук.** О распространении на Дальнем Востоке двух редких видов — *Polygonatum desoulavyi* Kom. (*Liliaceae*) и *Codonopsis pilosula* (Franch.) Nannf. (*Campanulaceae*) (423). — **Ф. А. Чепик.** Особенности формирования и строения замещающих побегов у *Pinus sylvestris* L. (426). — **С. А. Мамаев и З. Д. Зайцева.** Изменчивость морфологических признаков *Trollius europaeus* L. на Урале при введении ее в культуру. (433). — **Т. В. Шулькина.** Морфология проростков у представителей рода *Campanula* L. флоры СССР. (439).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 448

И. С. Кожина. (Рецензия). Фитохимическая экология. Труды фитохимического общества. Симпозиум. 1972. (448).

ИСТОРИЯ НАУКИ 451

А. М. Черников и О. А. Пидотти. Путешествие ботаника И. И. Редовского в 1806—1807 гг. в Якутию и к Охотскому морю (к 200-летию со дня рождения). (451).

ХРОНИКА 458

В. П. Бочанцев. Профессор Пауль Эллен (1896—1973). (458).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 459

В. А. Алексеев. V делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества. Резолюция V делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества. Решение симпозиумов съезда. Протокол Ревизионной комиссии о деятельности Всесоюзного ботанического общества за период между IV и V делегатскими съездами ВБО. (459).

74/2322

12 ДЕК 1974